ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 67

1

ЯНВАРЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1982

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Л. М. Абрамова* и *Г. В. Семерикова*

Сдано в набор 08.10.81. Подписано к печати 25.12.81. М-20331. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 8 + 4 вкл. ($^1/_2$ печ. л.) =
= 11.90 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.27. Тираж 2278. Тип. зак. 771.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 67

1

ЯНВАРЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1982

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 67 (1982) № 1

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky, O. V. Zalensky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhuzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1982 г.

УДК (048.8) : 581.84 : 634.055

Ю. И. Леплинский

ДЛИНА ВОЛОКОН ДРЕВЕСИНЫ У ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ. I. ДЛИНА ВОЛОКОН ДРЕВЕСИНЫ В СТВОЛЕ ДРЕВЕСНОГО РАСТЕНИЯ

J. I. LEPLINSKY. THE LENGTH OF WOOD FIBRES IN WOODY PLANTS. I. THE LENGHT OF WOOD FIBRES IN A TRUNK OF A TREE

Проведен анализ работ, посвященных изучению длины волокнистых элементов древесины различных видов. Показана связь длины волокон, составляющих различные древесины, с их расположением внутри древесного ствола в направлениях от сердцевины к коре и от основания ствола к его вершине, а также в пределах годичного кольца — от ранней древесины к поздней.

Размеры клеток, слагающих высшее растение, представляют значительный общебиологический интерес. В этом плане, пожалуй, особое внимание следует уделить вопросам о размерах трахеальных элементов древесины и распределению волокон различной длины в стволах растений. Именно этот признак — длина волокон — был в 1918 г. положен в основу филогенетических построений американского ботаника I. Bailey (1918), получивших впоследствии признание почти всех ботаников мира. S. Carlquist (1975) рассматривает этот признак с эколого-эволюционных позиций. Длина древесного волокна (трахеиды хвойных, сосудистые и волокнистые трахеиды и волокна либриформа покрытосемянных) является также одним из решающих признаков, позволяющих оценивать любое древесное сырье, применяемое в целлюлозно-бумажной промышленности.

Несмотря на то что литература по проблеме распределения волокон различной длины внутри стволов древесных растений очень обширна, известны только две крупные работы, посвященные обзору этой проблемы в целом. Это работы S. Spurr и M. Hyvarinen (1954a), в которой длина волокон рассмотрена в связи с морфогенезом изучаемых растений, и J. Dinwoodie (1961), в которой главным образом анализируется вопрос о связи длины волокон с деятельностью апикальной меристемы и активностью камбия. Обширная библиография по исследуемому вопросу представлена в монографии I. Bisset (1949).

Проблема распределения волокнистых элементов древесины различной длины в стволах древесных растений привлекла внимание исследователей еще на заре развития анатомии растений — более ста лет тому назад. Первым ботаником, указавшим на различия в длине волокон у древесных растений, был H. Mohl (1845), но с полным правом основоположником изучения вариаций длины волокон в стволе древесного растения считается K. Sanio (1872, 1873). Он исследовал длину трахеид в различных частях ствола, ветвях и корнях нескольких экземпляров *Pinus sylvestris* L. Работа была проделана на ограниченном числе образцов, но установленные Sanio зависимости признаются в основном правильными и по сей день, что делает честь автору. Он выявил пять закономерностей распределения трахеид по длине в стволе дерева, которые впоследствии были расширены и уточнены I. Bailey и H. Shepard (1915) и послужили основой для развития широкой дискуссии. В анатомическую литературу они вошли под названием «законов Санио», которые мы приводим ниже.

1. Трахеиды в стволе и ветвях увеличиваются в размере главным образом по направлению от сердцевины к коре по мере нарастания годичных колец до

достижения определенного размера, который затем остается неизменным для последующих колец прироста.

2. Средний размер трахеид в стволе увеличивается от основания к вершине до момента достижения максимума, а затем уменьшается по направлению к кроне.

3. Окончательный размер трахеид в ветвях меньше, чем в стволе, и зависит от высоты расположения ветви на стволе. Ветви, отходящие от ствола на участке с большой длиной трахеид, имеют более длинные волокна, чем ветви, отходящие от участка ствола со сравнительно меньшей длиной трахеид.

4. В ветвях средний размер трахеид увеличивается от сердцевины к наружным кольцам, а затем снова падает. В искривленных, имеющих сильно выраженный неравномерный прирост ветвях длина клеток также очень лабильна (это наблюдение Sanio сделал при изучении ветвей, у которых при средней большой длине трахеид отмечены двукратные вариации в удлинении и в укорочении волокон).

5. В корне размеры клеток увеличиваются по направлению от сердцевины к коре на всех поперечных сечениях, затем уменьшаются, после чего увеличиваются снова до константного значения. В направлении к концу корня также можно отметить увеличение размеров клеток (этот вопрос, как отмечаает Sanio, нуждается в дальнейшем исследовании).

Исследования Sanio послужили основой для дальнейшей разработки этого вопроса в начале XX в. во многих странах мира, особенно в США, Канаде, Австралии и СССР. Из числа наиболее значительных за этот период следует упомянуть монографии Bailey, а также его работы с соавторами (Bailey, Shepard, 1914, 1915; Bailey, Pritchard, 1916; Bailey, 1920, 1923), в которых главным образом уточнялись и развивались «законы Санио».

За период с 1932 по 1948 г. о вариациях длины волокон опубликовано всего несколько работ.

Начиная с 1949 г. интенсивность исследований в данной области опять стала резко возрастать (несколько сот публикаций), что было связано с изучением коммерческих древесин, в частности для целей целлюлозно-бумажного производства. Были расширены поиски видов древесных растений, пригодных для производства бумаги, а также более глубоко исследовались уже используемые породы. При этом выявили, что бумагообразующие свойства древесины с точки зрения ее анатомического строения зависят в основном от длины составляющих ее волокон.

В настоящее время мы располагаем обширной информацией о вариациях длины волокон у многих древесин хвойных и некоторых двудольных покрытосемянных (главным образом из родов *Populus* и *Eucalyptus*). В области усовершенствования методики исследования данного вопроса особенно много сделал H. Dadswell (1958).

Советская литература по интересующему нас вопросу немногочисленна и хорошо прореферирована в широко известных у нас курсах древесиноведения (Ванин, 1949; Перелыгин, 1954; Перелыгин, Уголев, 1969; Яценко-Хмелевский, 1954). Поэтому в данном обзоре мы главное внимание уделяем зарубежной литературе, менее известной нашим специалистам, а из литературы отечественной отмечаем наиболее, с нашей точки зрения, интересные работы (Ванин, 1949; Вихров, 1949а; Москалева, 1958; Гаврилова, 1971; Полубояринов, 1976; Чавчавадзе, 1979).

Длина волокна зависит от целого ряда причин. К ним относятся: 1) положение волокон по радиусу ствола (вариации длины трахеид в направлении от сердцевины к коре); 2) положение волокон по вертикальной оси ствола (изменение длины волокон по высоте дерева — от комля к кроне); 3) положение волокон в толще годичного слоя (изменения длины волокон по ширине годичного кольца от ранней древесины к поздней).

Вариации длины трахеид в направлении от сердцевины к коре

Первые исследования по этому вопросу были предприняты Sanio, который установил, что длина трахеид у *Pinus sylvestris* после достижения максимума в 25-м или 26-м годичных кольцах стабилизируется и становится постоянной.

Наличие зоны, содержащей трахеиды постоянной длины после достижения максимума, было истолковано Sanio как общая закономерность для древесных растений. Более того, он настолько был уверен в постоянстве длины трахеид зрелой древесины в пределах одного вида, что предположил использовать этот признак в диагностических целях.

Положение о том, что после периода возрастания длины трахеид в каждом следующем годичном кольце, считая от сердцевины, достигается максимум, после которого в следующих годичных кольцах длина трахеид остается постоянной или почти постоянной, нашло подтверждение в работах многих авторов: C. Mell (1910) — на *Pseudotsuga taxifolia*; I. Bailey и R. Pritchard (1916) — на *Carya ovata*; Bailey и A. Faull (1934) — на *Sequoia sempervirens*; J. Bethel (1941) — на *Pinus taeda*; T. Nilsson (1943) — на *Picea abies*; Bisset и Dadswell (1949) — на *Eucalyptus regnans*; K. Hata (1949) — на *Pinus densiflora* и Dadswell (1958) — на *Pinus radiata*. Были и ученые, высказывающие иную точку зрения. R. Hartig (1885) у *Fagus sylvatica*, H. Lee и E. Smith (1916) у *Pseudotsuga taxifolia*, A. Helander (1933) у *Pinus sylvestris* и *Picea abies* обнаружили явное уменьшение длины волокон в периферийной части ствола. H. Bosshard (1951) показал, что у *Fraxinus excelsior* длина волокон увеличивается в первых 30 годичных кольцах, отсчитанных от сердцевины, а затем уменьшается.

В работах Bailey и Shepard (1914) и Bailey и Faull (1934) сообщается об уменьшении длины клеток в годичных кольцах *Sequoia sempervirens* по мере увеличения возраста древесины. По мнению Dinwoodie (1961), уменьшение длины волокон также может быть связано с общим старением дерева, понижением его биологической активности.

E. Gerry (1916) показала, что длина волокон постоянно увеличивалась во всех годичных кольцах 445-летнего дерева *Pseudotsuga taxifolia*. H. Desch (1932) наблюдал, что у ольхи, березы, тополя, платана и бука длина волокон в годичных кольцах, взятых последовательно, продолжала увеличиваться даже после достижения растением 100-летнего возраста. P. Kramer (1957) и L. Jackson и J. Green (1958b), исследуя 65-летние деревья *Pinus taeda* и *P. caribaea*, выявили, что после установления первоначального максимума длина трахеид у них медленно, но непрерывно увеличивается вплоть до самого наружного годичного кольца.

Детальное исследование основных «законов Санио» предприняли Shepard и Bailey (1914) на *Pinus palustris*, *P. strobus*, *Abies concolor*. Авторы обнаружили, что средняя длина волокон в нижней части ствола увеличивается от сердцевины к коре, но после достижения точки максимума длина волокон колеблется в широких пределах. Аналогичные исследования были проведены Gerry (1915, 1916) на *Pinus strobus*, *P. palustris* и *Pseudotsuga taxifolia*. Gerry (1916) обнаружила, что у одного экземпляра *Pinus strobus* 250-летнего возраста длина волокон увеличивается в направлении от сердцевины как в основании, так и в вершине ствола (высота дерева 24.9 м). Трахеиды максимальной длины располагались на расстоянии от 3.8 до 7.6 см от сердцевины на протяжении $^2/_3$ длины ствола, считая от его основания. Автор показала, что увеличение длины трахеид было отмечено в первые 20 лет жизни дерева, после чего наблюдалось повышение флуктуации этого показателя; тенденция к стабилизации длины трахеид не отмечалась вплоть до 230-летнего годичного кольца, считая от сердцевины.

Изучая результаты влияния экологических факторов на длину трахеид у *Thuja occidentalis*, W. Harlow (1927) обнаружил сильное варьирование этого признака после достижения максимума. Большие флуктуации длины трахеид после того, как было достигнуто ее наибольшее значение, также были получены для *Pinus concorta* (Kienholz, 1931) и некоторых лиственниц (Liang, 1948). Dinwoodie (1960) обнаружил колебания длины трахеид после достижения точки максимума при исследовании 60 деревьев *Picea sitchensis* 120—360-летнего возраста. Варьирование длины трахеид было связано с шириной годичного кольца. E. Anderson (1951), изучая колебания длины трахеид в плоскости поперечного сечения ствола у *Abies concolor*, *A. procera* и *Pseudotsuga taxifolia*, установил, что длина трахеид в большой степени зависит от их удаления от сердцевины ствола. Эта зависимость может быть выражена математически в том случае, если исключить возраст древесины и не учитывать высоту ствола. S. Kuziel

(1953) у четырех видов рода *Populus* установил связь между длиной трахеид и их расстоянием от сердцевины. Это же наблюдали E. Govindavajalu и B. Swamy (1955) у *Pithecolobium dulce*. Работы S. Stevens (1959) и A. Loach (1959), проведенные на *Pinus caribaea* и *Picea sitchensis*, также показали, что длина трахеид в большей мере зависит от их удаления от сердцевины ствола, чем от возраста древесины. Вместе с тем в искусственных насаждениях *Pinus radiata* (W. Hartley, 1960) корреляция между длиной трахеид и расстоянием от сердцевины найдена не была.

Результаты исследований G. Elliott и I. Dinwoodie в значительной степени уточнили указанную закономерность. Elliott (1960), анализируя корреляционные коэффициенты деревьев *Picea sitchensis* в возрасте 41 и 68 лет, обнаружил, что длина трахеид зависит от возраста в ранний период формирования древесных растений, в зрелой же древесине длина волокон наиболее тесно коррелирует с шириной годичного кольца. Dinwoodie (1960), исходя из большого экспериментального материала, полученного при исследовании 6 деревьев *Picea sitchensis* из Северной Америки в возрасте 260—360 лет, сделал заключение, что в первых 15 годичных кольцах от сердцевины возраст оказывает более значительное влияние на длину трахеид, чем степень удаления годичного кольца от сердцевины. В зоне, где число годичных колец превышает 50, начинает сказываться превалирующее влияние расстояния от сердцевины по сравнению с влиянием возраста. В промежуточной зоне (16—49-е годичные кольца) длина волокон примерно в равной степени зависит от возраста и от расстояния до сердцевины.

Вопрос зависимости длины волокон от длины исходных камбиальных инициалей исследовался многими учеными.

Bailey (1920) проанализировал связь между длиной камбиальных инициалей и образующихся из них волокон в наружных годичных кольцах ксилемы и пришел к выводу, что инициали лишь немного короче трахеид. Размеры трахеид во многих исследованных видах определяются главным образом исходными размерами камбиальных инициалей и в меньшей степени — вторичным ростом клетки. Bailey обнаружил, что увеличение камбиального кольца по периметру в процессе ежегодного разрастания древесины ствола в толщину происходит благодаря возникновению в результате антиклинальных делений новых инициалей. Длина поздних трахеид находится в тесной связи с длиной веретенообразных инициалей, из которых они образуются, причем поздние трахеиды на 5—10% длиннее их.

M. Chattaway (1936) в своей работе показала, что средняя длина волокон в древесине двудольных растений может иметь относительное удлинение от 1.1 до 9.5 раз по сравнению с длиной камбиальных инициалей, хотя удлинение в несколько раз характерно только для тех случаев, когда инициали очень короткие.

K. Shimaji (1950), работая с волокнами *Cladrastis shikokiana*, *Platyosprion platicarpum*, *Fagus japonica* и *F. crenata*, предположил, что развитие камбия может быть фактором, лимитирующим длину волокон в фазе старения дерева. Bosshard (1951) на *Fraxinus excelsior* показал, что при рассмотрении последовательного ряда годичных колец в радиальном направлении заметно, что длина камбиальных инициалей и, следовательно, волокон увеличивается с возрастом.

G. Priestley (1930) высказал предположение, что увеличение длины трахеид в направлении от сердцевины к коре вызвано наличием радиального давления в древесине, которое усиливается в процессе роста дерева по диаметру. Однако A. Wardrop (1948) и M. Bannan (1957) не обнаружили в древесине стволов и в эксцентрических годичных кольцах влияния радиального давления на динамику длины трахеид в направлении от сердцевины к коре.

Изменения длины волокон по высоте дерева

В закономерном изменении длины волокон в определенном годичном кольце в направлении от основания ствола к вершине в общих чертах наблюдается следующее: по мере удаления от основания ствола длина волокон увеличивается, достигает максимума, после чего быстро уменьшается в области кроны до величины, меньшей, чем в основании ствола; средняя длина волокон в древесине вершины дерева меньше, чем в древесине прикорневой части.

По мере роста в толщину древесного ствола каждое последующее годичное кольцо оказывается сдвинутым относительно предыдущего не только в горизонтальной плоскости, но и по вертикали, так что участок древесины с максимальной длиной волокон в поперечной плоскости ствола располагается на разной высоте дерева, что не дает возможности охарактеризовать распределение волокон с различной длиной путем анализа какого-либо одного поперечного сечения.

Впервые эти закономерности, как уже указывалось, были выявлены Sanio (1872) на *Pinus sylvestris*. Он обнаружил, что участок древесины с максимальной длиной волокон в дереве соответствует той части ствола, где цвет и текстура коры переходят из серо-коричневой и плотной в желто-коричневую и чешуйчатую.

Bailey и Shepard (1914) определили длину волокон в секциях ствола на различной его высоте у одного экземпляра 50-летней *Picea rubra*. Они подтвердили положение Sanio о том, что длина трахеид увеличивается с высотой ствола до максимального значения, а затем уменьшается к кроне дерева.

В 1916 г. Pritchard и Bailey опубликовали работу по длине волокна у лиственной породы *Carya ovata*. На примере исследования 60-летнего дерева порослевого происхождения, 65-летнего дерева семенного происхождения и старого экземпляра этой породы в возрасте 255 лет они установили, что длина волокон и члеников сосудов увеличивается с высотой ствола и достигает максимума, после которого уменьшается. Кроме того, они отмечают, что диаметр члеников сосудов увеличивался на протяжении всей жизни дерева на 0.06 мм в первый год, на 0.16 мм — в 10 лет, на 0.22 мм — от 20 до 80 лет, на 0.26 мм — от 80 до 160 лет и на 0.33 мм — от 160 до 255 лет.

Результаты наблюдений Lee и Smith (1916) показали, что распределение волокон по длине внутри ствола *Pseudotsuga taxifolia* из Британской Колумбии не связано с какой-либо одной из двух осей ствола в отдельности. Они объясняют это тем, что последовательное ежегодное наращивание древесины осуществляется по двум осям одновременно и, следовательно, точка максимума длины волокон внутри ствола перемещается по мере роста дерева по составляющей и не совпадает ни с горизонтальным, ни с вертикальным направлениями. И действительно, если вести отсчет от сердцевины к коре, то наиболее длинные волокна в 30-м годичном кольце в среднем составляют 3.52 мм и расположены на высоте 3.04 м от поверхности земли; в 70-м годичном кольце они в среднем составляют 5.25 мм и расположены на высоте 10.34 м; в 110-м годичном кольце максимум длины волокон 6.07 мм на высоте 12.77 м; в 150-м годичном кольце наибольшая длина трахеид (6.17 мм) на высоте 29.7; в 190-м годичном кольце максимум длины трахеид (6.13 мм) приходится также на высоту 29.7 м. Общая высота дерева составляла 59.28 м (42.8 м без высоты кроны). Авторы отметили, что хотя средняя максимальная длина трахеид увеличивается с возрастом растения, она также возрастает и по высоте ствола, поэтому участок древесины с наиболее длинными волокнами занимает определенный объем внутри ствола и не может быть представлен каким-либо узким горизонтальным сечением.

Аналогичные закономерности были получены другими исследователями на многих видах: R. Hartig (1892) — на *Picea abies*; H. Bertog (1895) — на *Abies alba* и *Picea abies*; E. Omeis (1895) — на *Pinus sylvestris*; Bailey и Shepard (1915)— на *Pinus palustris*, *P. strobus* и *Abies concolor*; Bailey и W. Tupper (1919) и E. Mork (1928) — на *Picea abies* L.; Chalk (1930) — на *Picea sitchensis*; Desch (1932) — на видах родов *Alnus*, *Betula*, *Fagus*, *Populus* и *Acer pseudoplatanus*; B. Rendle и S. Clarke (1934), Bethel (1941) — на *Pinus taeda*; Bisset и Dadswell (1949) — на *Eucalyptus regnans*.

Hata (1949), исследуя древесину *Pinus densiflora*, пришел к выводу, что: а) с высотой ствола длина трахеид сначала увеличивается, достигает максимума, а затем уменьшается; б) длина трахеид в первом годичном кольце, начиная от сердцевины, увеличивается вверх по стволу до высоты 1.5—3 м, считая от поверхности почвы, после чего остается постоянной или незначительно варьирует.

Изучая *Abies concolor*, *A. procera* и *Pseudotsuga taxifolia*, Anderson (1951) пришел к выводу, что длина трахеид в стволе на высоте 0.61 м была меньше, чем на больших высотах, и это различие оказывалось тем существеннее, чем дальше отстояло годичное кольцо от сердцевины.

Подобные закономерности были получены и другими авторами: A. Entrican (1957) — на *Pinus radiata*; авторами «Queensland Forestry Department» (1958) на *Araucaria cunninghamii*; A. Hejnowicz и Z. Hejnowicz (1958) — на *Populus tremula* и G. Schultze-Dewitz (1959) — на *Picea abies*.

Если не принимать во внимание первое годичное кольцо от сердцевины, то закономерность распределения волокон различной длины внутри ствола может быть представлена в виде нескольких основных моделей.

Длина волокон увеличивается с высотой ствола до определенной точки и после достижения максимального значения остается постоянной. Этого мнения придерживаются Lee и Smith (1916) и Chalk (1930).

В некоторых работах отмечено незначительное уменьшение длины трахеид по направлению к вершине дерева (D. Kribs, 1928 — *Pinus bancsiana*; Bisset и Dadswell, 1949 — *Eucalyptus regnans*; A. Hejnowicz и Z. Hejnowicz, 1958 — *Populus tremula*).

В первом годичном кольце, начиная от сердцевины, длина трахеид остается постоянной или изменяется очень незначительно на всем протяжении ствола от основания до вершины (Bisset и Dadswell, 1949; Hata, 1949; «Queensland Forestry Department», 1958; Jackson, 1959).

Следует отметить, что в упомянутых выше исследованиях при отборе образцов из стволов деревьев не принимались во внимание степень отдаленности участка, в котором непосредственно измерялась длина волокон, от мутовок, а также расстояние между самими мутовками. Только немногие исследователи учитывали эти факторы («New Zealand Forest Research Institute», 1953; G. Duff, N. Nolan, 1953; Dinwoodie, 1960) и брали образцы из ствола с учетом возраста ствола, выраженного числом междоузлий. Такая корректировка методики привела, по мнению этих ученых, к уменьшению вариабельности результатов, общий характер изменения которых оставался все-таки в рамках трех описанных выше моделей. Они считают, что полученные результаты обладают большей достоверностью и изменчивость длины трахеид в первом от сердцевины годичном кольце на самом деле ниже, чем это было установлено другими исследованиями, в которых не учитывались число мутовок и расстояние между ними. Продолжая развивать исследования в этом направлениии, Dinwoodie (1960) установил, что имеется существенная корреляция между длиной трахеид первого годичного кольца, считая от сердцевины, и длиной междоузлий, из чего можно заключить, что длина волокон в первом годичном кольце от сердцевины тесно связана с активностью апикальной меристемы.

Действительно, подход, в котором мерой расстояния по вертикали ствола считается число мутовок, можно считать более обоснованным биологически, так как он учитывает такой важный фактор, как циклическая природа роста, свойственная большинству видов. С другой стороны, на практике встречаются некоторые затруднения при использовании этого метода, так как далеко не все виды древесных растений даже средних широт имеют четко выраженный мутовчатый характер расположения ветвей на стволе. В зоне же тропических лесов цикличность роста выражена еще меньше. Кроме того, даже для пород с четко выраженной периодичностью роста ветвей невозможно определить число мутовок в старых экземплярах.

Небольшое число работ посвящено изучению взаимосвязи между длиной трахеид ствола, ветвей и корней. Исследователи пришли к единому мнению, что трахеиды в ветвях короче, чем в стволе (Sanio, 1872; J. Baranetzky, 1901; Hata, 1949; Gleaton, Saydah, 1956). Трахеиды и волокна в корне также короче, чем в стволе (A. Fegel, 1941; Gleaton, Saydah, 1956). Обратное явление было отмечено в работе Bailey и Faull (1934), которые у *Sequoia sempervirens* обнаружили наиболее длинные волокна в корне. Jackson и Green (1958a) исследовали 39 экземпляров *Pinus peterophyla* и установили, что корреляционный коэффициент взаимосвязи длины трахеид в стволе и ветвях достигает 0.7313.

Изменение длины волокон по ширине годичного кольца

Начало дискуссии по этому вопросу было положено работами, Bertog (1895) и Omeis (1895), которые высказали мнение, что у хвойных пород трахеиды в ранней части годичных колец («весенние», «ранние») длиннее, чем в поздней («летние», «поздние»). Gerry (1915, 1916) на *Pinus palustris* и *Pseudotsuga taxifolia* показала, что более длинные трахеиды находятся также в ранней части годичного кольца.

К противоположному результату при исследовании других видов пришли Lee и Smith (1916) на *Pseudotsuga menziesii*, Kribs (1928) — на *Pinus banksiana*, K. Neergaard (1928) — на *Picea abies*, Chalk (1930) — на *Picea sitchensis* и Helander (1933) — на *Pinus sylvestris* и *Picea abies*. Последующие работы подтвердили мнение о том, что длинные волокна располагаются в поздней части годичного кольца (Anderson, 1951 — на *Abies concolor*, *A. procera* и *Pseudotsuga taxifolia*; I. Saya, 1955 — на *Ailanthus altissima*; Kramer, 1957 — на *Pinus taeda*; G. Scaramussi, 1957 — на *Eucalyptus rostrata*; A. Hejnowicz и W. Hejnowicz, 1958, 1959 — на *Populus tremula*). Wardrop (1948) при исследовании *Pinus radiata* получил относительно большую длину трахеид в ранней части годичного кольца. Эти результаты, по-видимому, можно считать случайными, так как были изучены только два годичных кольца. Кроме того, в работе Bisset и Dadswell (1950) с этой же породой эти результаты не подтвердились — трахеиды поздней части годичного кольца оказались длиннее.

Исследования *Eucalyptus gigantea*, а также других видов эвкалипта («Australian Division Forest Products», 1949) показали, что в пределах одного годичного кольца у видов с отчетливо выраженной границей годичных колец наблюдаются значительные различия в длине волокон между ранней и поздней частями годичного кольца. Наиболее короткие волокна были обнаружены в начальный период формирования ранней части годичного кольца, наиболее длинные — в конце формирования поздней древесины, причем разница между ними достигала 50%. Авторы также предприняли исследования значительного числа лиственных древесных пород из различных географических районов земного шара и отметили тот факт, что в тропических древесинах с их сравнительно меньшей дифференциацией тканей в течение вегетационного периода длина волокон в пределах одного годичного кольца более или менее стабильна. Резюмируя свою работу, авторы подчеркнули, что поздние трахеиды хвойных определенно длиннее ранних, хотя величина удлинения незначительна. Bosshard (1951) обнаружил, что поздние волокна во *Fraxinus excelsior* длиннее, чем ранние, на 79%.

S. Vasiljevic (1955) при исследовании динамики длины волокон внутри годичного кольца разделил его на пять равных частей и измерил среднюю длину волокон в каждой. Полученные части нумеровались с 1 по 5 в направлении от сердцевины к коре. Длина волокон в 1-й части была меньше, чем в 5-й у *Cornus mas*, *Ailandthus altissima* и *Morus alba*; большая длина волокон в 1-й части по сравнению с 5-й была обнаружена у *Tilia tomentosa* и *Prunus domestica*; длина волокон была одинаковой в начале и в конце годичного кольца (1 и 5 части соответственно) у *Corylus avellana*. Максимальная длина волокон наблюдалась в области годичного кольца, ограниченной 2—3 частями у *Tilia tomentosa*, 2—4 — у *Prunus domestica* и *Ailanthus altissima*, 3 — у *Morus alba*, 3—4 — у *Corylus avellana* и *Cornus mas*.

Из числа наиболее значимых работ по изучению вариаций длины волокон внутри годичного кольца можно указать следующие. Kuziel (1953) отмечает, что у рода *Populus* наиболее длинными (на 20—33%) являются волокна поздней части годичного кольца; W. Liese и U. Ammer (1958) установили, что у *Populus*×*robusta* поздние волокна на 15—20% длиннее; Schultze-Dewitz (1959) показал на *Picea abies*, что бóльшую длину имеют поздние трахеиды (17—25%) по сравнению с ранними, причем бóльшие различия в длине волокон обеих частей годичного кольца наблюдаются с южной стороны ствола и в более угнетенных деревьях.

В большинстве работ, рассмотренных выше, при исследовании изменения длины волокон внутри годичного кольца дерева волокнистые элементы подразделяются на две категориии — ранние и поздние. Такой подход был удобен и необходим в начальный период изучения проблемы, так как позволял получить обширный материал по сравнительной длине волокон в годичных кольцах значительного числа видов. Исследования развивались «вширь» и позволили выявить такую важную закономерность, как наличие наиболее длинных волокон в поздней части годичного кольца у большинства видов. В то же время разделение волокон годичного кольца только на поздние и ранние не позволяло выявить закономерный ход изменений в длине волокон по мере формирования годичного кольца в течение вегетационного периода.

Первые специальные исследования изменений длины волокон на разных стадиях формирования годичного кольца были предприняты Bisset и Dadswell (1949). Авторы, работая с *Eucalyptus regnans*, расчленили годичное кольцо на тангентальные пластинки древесины толщиной 80—120 мкм, тем самым годичное кольцо было представлено в виде последовательных тангентальных пластин в количестве от 10 до 20, в каждой из которых измерялась средняя длина волокон. Длина волокон *E. regnans* уменьшалась от ранней части годичного кольца по направлению к середине, после чего увеличивалась и достигала максимума в поздней части годичного кольца.

Такая методика была применена этими авторами на следующий год (Bisset и Dadswell, 1950) при исследовании многих хвойных и лиственных пород; результаты их работы еще раз подтвердили ранее установленное положение преимущественного содержания более длинных трахеид в поздней части годичного кольца, хотя было отмечено, что ход этих изменений различен для хвойных и лиственных.

Учитывая тот факт, что, как правило, волокна поздней части годичного кольца длиннее ранних, а средняя длина волокон закономерно увеличивается с возрастом в каждом последующем годичном кольце, представляется весьма интересным знать, как изменяется длина волокон на границе двух смежных годичных колец? По Bisset и Dadswell (1950), в момент завершения формирования поздней древесины длина волокон резко падает и первые волокна ранней древесины следующего годичного кольца имеют почти ту же длину, что и первые ранние волокна предыдущего.

L. Chalk и C. Ortiz (1961) подтвердили закономерность, установленную на *Pinus radiata* Bisset и Dadswell, с той только оговоркой, что изменения длины трахеид между поздней частью предыдущего годичного кольца и ранней последующего носят скорее плавный, чем дискретный характер. Это может быть связано с тем, что Chalk и Ortiz исследовали древесину тропических растений, часто не имеющую отчетливых границ между ежегодными приростами.

При исследовании изменения длины волокон внутри годичных колец *Pterocarpus augolensis* Chalk с соавторами (1955) показали, что хотя в целом поздние трахеиды длиннее, максимум длины располагается где-то в середине годичного кольца.

S. Vasiljevic (1955) изучал длину трахеид в четырех годичных кольцах 70—90-летних деревьев *Picea abies*, при этом он разделил годичные кольца на ряд последовательных тангентальных пластин. Длина трахеид увеличивалась по мере формирования годичных колец, хотя было отмечено локальное уменьшение длины волокон в конце поздней части.

Dinwoodie (1960) приводит результаты исследований *Picea sitchensis*, согласно которым, исключая первые 3 годичных кольца от сердцевины, где длина волокон увеличивалась по мере роста кольца по линейной возрастающей зависимости, поздние трахеиды оказались в среднем на 5—11% длиннее, чем ранние, и на 17—30% длиннее трахеид, расположенных в средней части годичного кольца, где была обнаружена точка минимума длины. При изучении закономерности распределения длины волокон внутри так называемых двойных, или «ложных», годичных колец он также пришел к выводу, что локальный минимум длины волокон находится между ранней и поздней древесиной. По мнению автора, существует корреляция между приростом в высоту и степенью уменьшения длины трахеид по мере формирования ранней части годичного кольца, хотя для достоверных обобщений требуется дальнейшее изучение этого вопроса.

Другая попытка объяснить изменения длины волокон внутри годичного кольца в связи со скоростью камбиального роста была предпринята G. Amos с соавторами (1950), которые считают, что длина волокон *Eucalyptus gigantea* связана с изменениями скорости прироста по диаметру ствола за вегетационный период.

В связи с тем что в средней части годичного кольца длина волокон наиболее стабильна, M. Bannan (1968) рекомендует ее использовать для взятия образцов при сравнительном исследовании длины волокон ряда годичных колец.

Длина волокон в креневой древесине оказалась определенно меньше, чем в нормальной. Работы были произведены на *Pinus radiata*, *P. pinaster*, *Picea sitchensis* и *Pseudotsuga taxifolia*, а также на других видах (Lee и Smith, 1916; «Australian Division Forest Products», 1949; Bisset и Dadswell, 1950; Wardrop, Dadswell, 1950). В настоящее время не совсем ясно, что служит причиной такого укорочения волокон (Wardrop, Dadswell, 1950; Spurr, Hyrarinen, 1954b). Harlow (1927) указал на тесную линейную корреляцию между средним диаметром трахеид и их средней длиной.

Таким образом, мы видим, что усилия нескольких поколений исследователей на протяжении более века привели к открытию основных закономерностей управляющих распределением волокнистых элементов в пределах годичного кольца и стволе дерева.

В распределении волокон различной длины внутри годичного кольца следует считать установленным для всей совокупности исследованных видов только факт бóльшей длины поздних волокон по сравнению с ранними. Сам же характер изменения длины волокон в поперечном направлении годичного кольца от ранней его части к поздней редко выражен линейной зависимостью в зрелой древесине, и поэтому максимум длины волокон может находиться в различных частях годичного кольца.

Аналогичным образом закономерности распределения волокнистых элементов по длине внутри древесного ствола в масштабе всех исследованных видов выражаются в увеличении длины волокон от сердцевины к коре до некоего константного значения, после чего этот показатель либо понижается, либо остается неизменным, либо в незначительной степени колеблется. По вертикали ствола длина волокон снизу вверх увеличивается также до определенного уровня и после точки максимума, обычно расположенной в нижней части кроны, остается неизменной или понижается.

К сожалению, нельзя не отметить, что сформулированные здесь закономерности изменений длины волокнистых элементов в древесине не отличаются большей конкретностью, чем высказанные еще в 1872 г. Sanio — родоначальником разработки этого раздела ксилотомии. Причиной этого является чрезвычайная разноречивость в выводах отдельных исследователей.

Не подвергая сомнению степень профессионализма множества ученых из различных стран всего мира, обратимся к анализу существующих критериев оценки и сравнения участков древесины ствола с различной длиной волокон. Подавляющее большинство исследователей связывают изменение длины волокнистых элементов с расстоянием по горизонтальной и вертикальной осям ствола. Такой подход имеет безусловные преимущества в методическом отношении благодаря своей простоте и удобстве для сопоставлений. Он полностью оправдывал себя на том начальном уровне разработки проблемы, который имел место в конце прошлого века. Тем не менее обращает на себя внимание формальность этого критерия, ибо даже ежегодное наращивание древесины в стволе идет по некоей составляющей между горизонтальным и вертикальным направлениями. Связь же пространственных осей ствола с анатомическими и физиологическими функциями волокнистых элементов может быть случайной.

Достижения филогенетики за прошедшее столетие не оставляют сомнений в том, что вариабельность длины волокон генетически обусловлена и, следовательно, имеет функциональную связь с физиологическими и анатомическими аспектами развития дерева в процессе онтогенеза. С этих позиций становятся объяснимыми, например, различия между характером изменений длины волокнистых элементов в пределах годичного кольца хвойных и лиственных; их волокнистые элементы резко различаются по своим функциям: трахеиды хвойных выполняют как механическую функцию, так и функцию водопроведения, в то время как волокна лиственных пород утратили последнюю и их длина, по-видимому, определяется только механическими нагрузками на ствол в той или иной его части.

Все это позволяет предположить, что разработка критериев сравнения при анализе изменений длины волокон в стволе дерева, в основе которых будет лежать обусловленность этих изменений определенными биологическими функциями тканей и дерева в целом, приведет к дальнейшим уточнению и единообразию в трактовке законов, управляющих изменениями длины волокон в древесных растениях.

ЛИТЕРАТУРА

Ванин С. И. (1949). Древесиноведение. М.; Гослесбум. — Вихров В. Е. (1949а) Диагностические признаки главнейших лесохозяйственных пород СССР. М., Изд. АН СССР.— Вихров В. Е. (1949б). Строение и физико-механические свойства ранней и поздней древесины сибирской лиственницы. Тр. Инст. леса АН СССР, 4. — Гаврилова И. А. (1971). Сравнительная оценка анатомических особенностей древесины некоторых видов и гибридов тополей. Автореф. канд. дис. Л. — Москалева В. Е. (1958). О формировании трахеид сосны. Тр. Инст. леса АН СССР, 37. — Перелыгин Л. М. (1954). Строение древесины. М., Изд. АН СССР. — Перелыгин Л. М., Уголев Б. Н. (1969). Древесиноведение. М., Лесная промышленность. — Полубояринов О. И. (1976). Плотность древесины. М., Лесная промышленность. — Уголев Б. Н. (1975). Древесиноведение с основами лесного товароведения. М., Лесная промышленность. — Чавчавадзе Е. С. (1979). Древесина хвойных. Л., Наука. — Яценко-Хмелевский А. А. (1954). Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л., Изд. АН СССР. — Amos G. L., Bisset I. J. W., Dadswell H. E. (1950). Wood structure in relation to growth in *Eucalyptus gigantea*. Aust. J. Sci. Res., 3B. — Anderson E. A. (1951). Tracheid length variation in conifers to distance from the pith. J. Forest., 49. — Anonymous. (1953). Annual Report for year ending 3-ist March. New Zealand Forest Research Institute. — Anonymous. (1949). Division of forest products technological research organization. Aust. Div. Forest Prod. Australia. Melbourne. — Anonymous. (1958). Report of director of forests for year ending 30-th June. Queensland Forestry Department. — Bailey I. W. (1920). The cambium and its derivative tissues. 2. Sitze variations of cambial initials in gymnosperms and angiosperms. Amer. J. Bot., 7. — Bailey I. W. (1923). The cambium and its derivative tissues. 4. The increase in girth of the cambium. Contrib. Plant Anat., 4. — Bailey I. W., Faull A. F. (1934). The cambium and its derivative tissues. 9. Structural variability in the redwood, *Sequoia sempervirens*, and its significance in the identification of fossil woods. J. Arn. Arb., 15. — Bailey I. W., Pritchard R. P. (1916). The significance of certain variation in the anatomical structure of wood. Forestry Quart., 14. — Bailey I. W., Shepard H. B. (1914). Some observation in length of coniferous fibers. Proc. Soc. Amer. Forest., 9. — Bailey I. W., Shepard H. B. (1915). Sanio's laws for the variation in size of coniferous tracheids. Bot. Gas., 60. — Bailey I. W., Tupper W. W. (1919). Size variation in tracheary cells. Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., 54. — Bannan M. W. (1957). The structure and growth of the cambium. T. A. P. P. I., 40, 4. — Bannan M. W. (1968). Polarity in the survival and elongation of fusiform initials in conifer cambium. Canad. J. Bot., 46, 8. — Baranetzky J. (1901). Ueber die Ursachen, welche die Richtung der Aeste der Baum und straucharten bedingen. Flora, 89. — Bertog H. (1895). Untersuchungen über den Wuchs und das Holz der Beisstanne und Fichte. Forstl. Naturw. Z., 4. — Bethel J. S. (1941). The effect of position within the bole upon lenght of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). J. Forest, 39. — Bisset I. J. W. (1949). Bibliography of references on the variations of tracheid and fibre lengths and their distribution in angiosperms and gymnosperms. Bibl. Ser., Forest Prod. Australia, 37. — Bisset I. J. W., Dadswell H. E. (1949). The variation of fibre length within one tree of *Eucalyptus regnans*. Aust. Forest, 13. — Bisset I. J. W., Dadswell H. E. (1950). The variation in cell length within one growth ring of certain angiosperms and gymnosperms. Aust. Forest, 14. — Bosshard H. H. (1951). Variabilität der Elemente des Eschenholzes in Funktion von der Kambiumtätigheit. Schweiz. Z. Forstw., 102. — Carlquist S. (1975). Ecological strategies of xylem evolution. Univ. Calif. Press., 1. — Chalk L. (1930). Tracheid length with special reference to sitka spruce (*Picea sitchensis* Carr.). Forestry, 4. — Chalk L., Marstand E. B., Walsh J. P. (1955). Fibre length in storeyed hardwoods. Acta Bot. Neerlandica, 4, 3. — Chalk L., Ortiz C. (1961). Variation in tracheid lenght within the ring in *Pinus radiata* D. Don. Forestry, 34. — Chattaway Margaret M. (1936). Relation between fibre and cambial initial length in dicotyledonous woods. Trop. Woods, 46. — Dadswell H. E. (1958). Wood structure variatios occurring during tree growth and their influence on properties. J. Inst. Wood Sci., 1. — Desch H. E. (1932). Anatomical variations in wood of some dicotyledonous trees. New Phytol., 31. — Dinwoodie J. M. (1960). Variation in tracheid length in *Picea sitchensis* (Carr) Ph. D. Thesis, Univ. Aberdeen. — Dinwoodie J. M. (1961). Tracheid

and fibre length in timber. A review of literature. Forestry, 34. — Duff G. H., Nolan N. J. (1953). Growth and morphogenesis in the canadian forest species. 1. The controls of cambial and apical activity in *Pinus resinosa* Ait. Can. J. Bot., 39. — Elliott G. K. (1960). The distribution of tracheid length in a single stem of sitka spruce. J. Inst. Wood Sci., 5. — Entrican A. R. (1957). The influence of markets in silviculture. — Fegel A. C. (1941). Comparative anatomy and varying physical properties of trunk, branch and root wood in certain northeastern trees. N. Y. State Coll. Forest Tech. Bul. — Gerry Eloise. (1915). Fibre measurement studies length variations where they occur and their relation to the strength and uses of wood. Science, 41. — Gerry Eloise. (1916). Fiber measurement studies: a comparison of tracheid dimensions in long-leaf pine and douglas fir with data on the strength and thickness of wall of the tracheids. Science, 43. — Gleaton E. A., Saydah L. (1956). Fiber dimensions and paper making properties of the various portions of a tree. T. A. P. P. I., 39, 2. — Govindavajalu E., Swamy B. G. L. (1955). Size variation of septate wood fibres in *Pithecolobium dulce.* Nature, 176. London. — Harlow W. M. (1927). The effect of site on the structure and growth of white cedar (*Thuja occidentalis* L.). Ecology, 8. — Hartig R. (1885). Das Holz der Rotbuche. Berlin. — Hartig R. (1892). Die Verschiedenheiten in der Qualität und im anatomischen Bau des Fichtenholzes. Forstl. Naturw. Z., 1. — Hartley W. R. (1960). Nutrients and tracheid length in seedlings of *Pinus radiata* D. Don. Emp. Forest. Rev., 39, 4. — Hata K. (1949). Studies on the pulp of akamatsu (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.). I. On the lenght, diameter and length-diameter ratio of tracheids in akamatsu wood. Kawaga. Ken. Agri. Col. Tech. Bul., 1. — Hejnowicz A., Hejnowicz Z. (1958). Variations of length of vessel members and fibres in the trunk of *Populus tremula.* Acta Soc. Bot. Polon., 27, 1. — Hejnowicz A., Hejnowicz Z. (1959). Variations of length of vessel members and fibres in the trunk of *Robinia pseudoacacia.* Proc. 9 Inter. Bot. Congr. — Helander A. B. (1933). Variations in tracheid length of pine and spruce. Found. Forest Prod. Res. Finland, 14, 75. — Jackson L. W. R. (1959). Loblolly pine tracheid length in relation to position in tree. J. Forest, 57, 3. — Jackson L. W. R., Green J. T. (1958a). Slash pine tracheid length as related to position in stem and branch. Naval Stores Rev., 68, 4. — Jackson L. W. R., Green J. T. (1958b). Tracheid length variation and inheritance in slash and loblolly pine. Forest Sci., 4, 4. — Kienholz R. (1931). Effect of environmental factors on the structure of lodgepole pine (*Pinus concorta*). Amer. J. Bot., 17. — Kramer P. R. (1957).Tracheid length variations in loblolly pine. Texas Forest Ser. Tech. Rep., 10. — Kribs D. A. (1928). Length of tracheids in Jack pine in relation to their position in the vertical and horizontal axis of the tree. Min. Agr. Exp. Sta. Bul., 54. — Kuziel S. (1953). Length of wood fibres. Repr. Bul. Soc. Sci. et deslet. de Lodz. CL. 3 sci. math. et nat., 13. — Lee H. N., Smith E. M. (1916). Douglas fir fiber, with special reference to length. Forest Quart., 14. — Liang S. C. (1948). The study of wood anatomy within the genus *Larix*, and the influence of internal and external factors thereon. Forestry, 22. — Liese W., Ammer U. (1958). Untersuchungen über die Länge der Holzfaser bei der Pappel. Holzforschung, 11. — Loach A. M. (1959). The duration of the juvenile period in the wood of grenadier appel trees, an indicated by fibre and vessel member length. Rep. Imp. Forest Inst., 58, 59. Oxford. — Mell C. D. (1910). Determination of quality of locality by fiber length of wood. Forest Quart., 8. — Mohl H., von. (1845). Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tubingen L. F. Fues, 8. — Mork E. (1928). Granvirkets kvalitet saerlig med sikte paa slip-och celluloseved. Papir-Journalen. — Neergaard K. J. (1928). Under sokelser over variationer i massevedens fysiske egenskaper. Papirindustrins Forskningskomite. Meddelelse, 6. Oslo. — Nilsson T. (1943). Forest tree breeding on the basis of chemical estimation of quality. Svensk Papp. Tidn., 46. — Omeis E. (1895). Untersuchung des Wachstumsganges und der Holzbeschaffenheit eines 110-jährigen Kiefernbestandes. Forstl. Naturw. Z., 4. — Priestley G. H. (1930). Studies in the physiology of cambial activity. New Phytol., 29. — Rendle B. J., Clarke S. H. (1934). The problem of variation in the structure of wood. Tropical Woods, 38. — Sanio K. (1872). Ueber die Grösse der Nolzzellen bei der gemeinen Kiefer (*Pinus sylvestris*). Jb. F. Wiss. Bot., 8. — Sanio K. (1873). Anatomie der gemeinen Kiefer (*Pinus sylvestris*). Pringsh. Jb. F. Wiss. Bot., 9. — Saya I. (1955). The woody tissues of *Ailanthus altissima.* An. Accad. Ital. Sci. Forest, 4. — Scaramuzzi G. (1957). Dimensions of wood fibres in relation to growth conditions in some stems of *Eucalyptus rostrata.* Pap. 1-as Qour. Argent. Eucalipt. Assoc. — Schultze-Dewitz G. (1959). Variation and frequency of fibre lengths in spruce. Holz. Als. Roh- und Werkstoff, 17, 8. — Shimaji K. (1950). The relation between fibre length of some dicotyledonous woods and tension on the cambium. J. Jap. For. Soc., 32. — Spurr S. H., Hyvarinen M. J. (1954a). Wood fiber length as related to position in free and growth Bot. Rev., 20, 9. — Spurr S. H., Hyvarinen M. J. (1954b). Compression wood in conifers as a morphogenetic phenomenon. Bot. Rev., 20, 9. — Stevens S. H. I. (1959). Tracheid length in *Pinus caribaea* Morelet. Rep. Imp. Forest Inst., 58, 59. Oxford. — Vasiljevic S. (1955). Tracheid length within the growth ring. Univ. Belgrade. Bul. Col. Forestry, 10, 5. — Wardrop A. B. (1948). The influence of pressure on the cell wall organisation of conifer tracheids. Proc. Phil. Lit. Soc., 5. — Wardrop A. B. (1958). Some anatomical factors relating to the penetration of water into xylem of gymnosperms. Austr. J. Bot., 6, 2. — Wardrop A. B., Dadswell H. E. (1950). The nature of reaction wood. II. The cell wall organisation of compression wood tracheids. Aust. J. Sci., Res., B_3, 1.

Ленинградская лесотехническая академия. Получено 9 VI 1980.

SUMMARY

An analysis of papers devoted to the study of the length of fibrous elements of different types of wood has been carried out. The relations between the length of fibres, which constitute various woods, and their arrangement inside the tree trunk in heart-to-bark and trunk base-to-top directions, as well as within the annual ring — old-to-young wood arrangement, have been shown.

УДК 581.55 (211.7) (235.31)

Б. Н. Норин, Л. И. Китсинг

СТАДИИ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ГОРНЫХ ТУНДРАХ ПЛАТО ПУТОРАНА

B. N. NORIN, L. I. KITSING. THE STAGES OF FORMATION OF THE PLANT COMMUNITIES IN THE MOUNTAINEOUS TUNDRAS OF THE PUTORANA PLATEAU

На основании трактовки растительного сообщества как образования, формирующегося в результате конкуренции растений и изменения ими среды, произведен анализ горных тундр северо-запада плато Путорана (север Среднесибирского плоскогорья). Выделено 4 уровня ценотической сформированности растительного покрова: 1) агрегации — неопределенные группировки одиночно растущих растений; 2) куртинные тундры, состоящие из разобщенных синузий и фрагментов сообществ; 3) пятнистые тундры, состоящие из агрегаций на «голых» пятнах и ценотически ассоциированных комплексов синузий и фрагментов сообществ; 4) тундры с сомкнутым растительным покровом, представляющие собой фоновые сообщества с вкраплениями фрагментов иных сообществ. Данные стадии не являются звеньями единого сукцессионного ряда. Некоторые из растительных группировок, принадлежащих к разным уровням сформированности, представляют собой климаксы на своих местообитаниях.

Растительные сообщества (фитоценозы) являются образованиями, возникающими в результате конкуренции и изменения среды растениями. Экологическая обстановка производит первичный отбор видов, которые в случайных сочетаниях поступают на данные местообитания, и сама по себе не формирует растительных сообществ, так как экологический отбор может происходить и при отсутствии взаимодействия растений, являющегося основным свойством фитоценозов. Лишь взаимодействие растений приводит к возникновению надорганизменного, биоценотического (или фитоценотического) уровня организации их жизни (Лавренко, 1964). Ценотические отношения, возникающие только при определенной сближенности растений (Сукачев, 1934; Шенников, 1938, 1964), регулируют их обилие в фитоценозах и строение последних. Несомненно, что в растительном покрове могут существовать группировки с разной степенью сближенности растений, с разной степенью их влияния друг на друга или иначе с разной сформированностью ценотических отношений. Представляет большой интерес рассмотреть с таких позиций растительный покров какого-либо района с тем, чтобы установить стадии формирования растительных сообществ (не сукцессии сообществ, а уровни их сформированности). Но прежде чем переходить к такому рассмотрению, необходимо определить некоторые отправные теоретические положения.

При анализе растительного покрова мы приняли за основу следующие положения. Фитоценозом (растительным сообществом) будем считать группировку растений, в которой состав и соотношения обилий (масс, числа особей) растений в той или иной степени регулируются конкуренцией и средообразованием эдификаторной синузии. Если же эдификатор представлен одной особью или небольшой группой особей, он образует вместе с подчиненными ему растениями фрагмент сообщества. Растительное образование, не имеющее единого эдификатора, но составные части (группировки) которого ценотически взаимодействуют друг с другом через изменение среды, будет комплексом фитоценозов (или фрагментов фитоценозов, или синузий). Возможны случаи, когда растения разных фитоценозов (особенно фрагментов фитоценозов) находятся в конкурентных взаимоотношениях; вследствие того, что их эдификаторы не подчинены друг другу, они совместно образуют комплекс, но не фитоценоз. И, наконец, в растительном покрове существуют группировки растений, в которых отсутствует ценотический отбор, а набор видов обусловлен только экологическими факторами. Это — ценотически неассоциированные группировки разобщенно растущих растений, неопределенные группировки, агрегации (Шенников, 1938, 1964). Обоснование приведенных положений было сделано нами ранее (Норин, 1979).

Исходя из этих предпосылок мы произведем анализ растительных группировок горных тундр в районе оз. Капчук на северо-западе плато Путорана (север Среднесибирского плоскогорья).

Горы Путорана представляют собой многослойное базальтовое плато со средней высотой 900—1200 м над ур. м.; относительные высоты в районе исследований составляют почти те же величины, так как уровень озер, располагающихся в глубоких тектонических расколах, находится на высоте 50—60 м над ур. м. Каждый базальтовый слой имеет неодинаковую плотность верхней и нижней частей, что обусловливает различную их устойчивость к выветриванию и, следовательно, ступенчатость склонов (высота уступов 10—60 м), а также в связи с современным поднятием плато — наличие больших крупноглыбистых осыпей на склонах и россыпей (развалов) на горизонтальной поверхности поднятия (Пармузин, 1964, 1975).

Район лежит в области распространения сплошной мерзлоты с температурой грунта на глубине 10—15 м около —5° С, мощность деятельного слоя 0.3—3.9 м (Павлов, 1959). В связи с тем что ближайшая к району исследований метеорологическая станция находится в 100 км на равнине в окрестностях г. Норильска, мы приведем некоторые данные этой станции (Попов, Пармузин, 1975) и расчетные величины для горных условий в месте наших исследований. Среднегодовая температура воздуха в Норильске колеблется от —13.1 до —6.6°, максимальная температура воздуха +32.8, минимальная —55.8°. Жидкие осадки в горных районах по расчетам составляют 550—710, твердые — 280—300 мм. На открытых пространствах плато снежный покров из-за сильных ветров почти отсутствует, мощность его здесь — от 0 до 10—20 см, но на защищенных от ветров склонах, в местах «забоев» и за каменистыми уступами она доходит до 10—15 м и снег здесь часто не сходит в течение всего лета, образуя снежники-перелетки. Плато освобождается от снега в среднем около 1 июля, а в конце августа—начале сентября снова появляется снежный покров.

Конкретные данные о специфике почв плато Путорана чрезвычайно скудны (Соколов, Тонконогов, 1975; Соколов, 1976). В связи с тем что мы будем рассматривать лишь растительность горных тундр, приведем характеристику почв только гольцового пояса. На гольцовых пространствах плато образуются обширные россыпи элювия. Физические факторы в почвообразовательном процессе преобладают над химическими и биотическими. На самых ранних стадиях почвообразования создаются горно-тундровые скелетные почвы, имеющие только один отчетливо выраженный горизонт A_1, под которым располагается маломощный мелкозем, не дифференцированный на генетические горизонты; по мере накопления мелкозема развиваются горно-тундровые почвы, в той или иной степени оглеенные. И. А. Соколов и В. Д. Тонконогов (1975) указывают, что на плоских платообразных вершинах почвенный покров носит комплексный характер и состоит из следующих компонентов: 1) каменистый, лишенный мелкозема и сосудистых растений участок (каменный котел, сетка каменного многоугольника), 2) собственно почвенный участок под покровом кустарничково-лишайниковой растительности, 3) лишенное сосудистых растений мелкоземистое пятно. Крайние члены комплекса — и каменистый, и мелкоземистый — являются образованиями геологическими или почвенно-геологическими; как почвенное образование может рассматриваться лишь та часть комплекса, которая расположена под растительным покровом. Этот комплекс имеет достаточно устойчивый характер — все его компоненты имеют самостоятельный путь развития и не сменяют друг друга в процессе эволюции. Такая структура почвенного покрова имеет тесную связь со структурой растительного покрова тундр на этих местообитаниях, что будет видно из материала, приводимого нами далее.

Большой перепад высот в Путоране обусловливает наличие трех хорошо выраженных поясов растительности: лесного (северотаежного), субгольцового (горно-лесотундрового) и гольцового (горно-тундрового). Лесной пояс в районе оз. Капчук составлен в основном северотаежными формациями *Larix sibirica* (а также *L.*×*czekanovskii*), *Betula tortuosa* и *Picea obovata*, верхняя его граница проходит на высоте 250—550 м над ур. м. В субгольцовом поясе этого района господствуют кустарниковые заросли *Alnus fruticosa* и *Betula nana*; в нижней части пояса распространены кривоствольные березняки из *Betula tortuosa*; значительную роль в покрове, начиная от верхней части лесного пояса и до верхней границы субгольцового, играет *Larix gmelinii*. Выше 400—700 м располагается горно-тундровый (гольцовый) пояс.

В районе озер Капчук и Лама основные массивы горных тундр находятся на выровненной поверхности плато на высотах более 900 м, а склоны над субгольцовым поясом представляют собой преимущественно крупноглыбистые осыпи с пятнами эпилитных лишайников на камнях и реже — мелкокаменисто-щебнистые осыпи с фрагментарной тундровой растительностью или же с одиночными сосудистыми растениями. В гольцовом поясе на плато на мелкоземисто-щебнистых грунтах доминируют кустарничковые тундры (из *Dryas octopetala* и *Cassiope tetragona*) с разной степенью сомкнутости растительного покрова, нередко с большим участием *Novosieversia glacialis*, а по увлажненным ложбинам преобладают различные варианты дриадово-осоковых тундр. На выровненной поверхности плато широко распространены также каменные россыпи (развалы) с небольшими пятнами мелкозема, которые лишь частично заняты одиночными растениями и небольшими фрагментами тундровых сообществ.

Первой стадией формирования растительных сообществ в горных тундрах Путораны являются агрегации одиночно растущих растений. Такие агрегации распространены на мелкоземистых и щебнистых участках в местах долгого залеживания снега. Пример такой агрегации был описан нами на высоте 950 м над ур. м. на горизонтальной части плато под каменистым уступом высотой около 5 м.

Описание № 05-79, 25 VII 1979 (рис. 1). Мелкоземистый участок с выраженной местами каменной сетью; уклон на юг 2—3°. Ширина сети 30—80 см, камни мелкие (диаметром 10—40 см), полупогружены в мелкозем, пятна последнего имеют размеры до 2—3 м, плотные, на поверхности с мелким щебнем, в свою очередь они разбиты сетью более крупного щебня на полигоны диаметром 30—150 см. Участок в зимнее время покрыт мощным слоем (2—4 м) снега; полное освобождение от снегового покрова в 1979 г. наступило в конце июня, в 1980 г. — в середине июля.

На участке отмечены *Deschampsia borealis* (sp), *Cerastium beeringianum*, *Lagotis minor*, *Oxyria digyna*, *Saxifraga cernua*, *S. nivalis* (sol). Мхи и лишайники отсутствуют.

Распределение растений (с учетом подземной части) свидетельствует о почти полном отсутствии взаимодействий между ними, так как лишь в некоторых случаях наблюдается их контакт. Совершенно очевидно, что ценотических отношений в данной растительной группировке нет, т. е. нет фитогенной регуляции ее состава и строения, а группировка определяется только экологическими условиями данного местообитания, в том числе краткостью вегетационного периода в связи с поздним сходом снега и ситуацией заноса зачатков растений. Это положение подтверждается, в частности, также и тем, что соседние участки этого местообитания имеют случайные разные обилия одного набора видов, способных здесь существовать: доминируют то *Oxyria digyna*, то *Lagotis minor*, то *Myosotis asiatica*, то *Deschampsia borealis* (как в приведенном описании).

Эта группировка не является еще ценотически ассоциированным образованием,она представляет собой неопределенную группировку, агрегацию.

Примером второй стадии формирования растительных сообществ являются куртинные дриадовые тундры на мелкоземисто-щебнистых, сильно обдуваемых, мало- или бесснежных участках плато, где создаются вследствие этого очень суровые условия для существования растений в осенне-зимне-весенний период. Образующиеся здесь группировки растений низкорослы (2—4 см высоты),

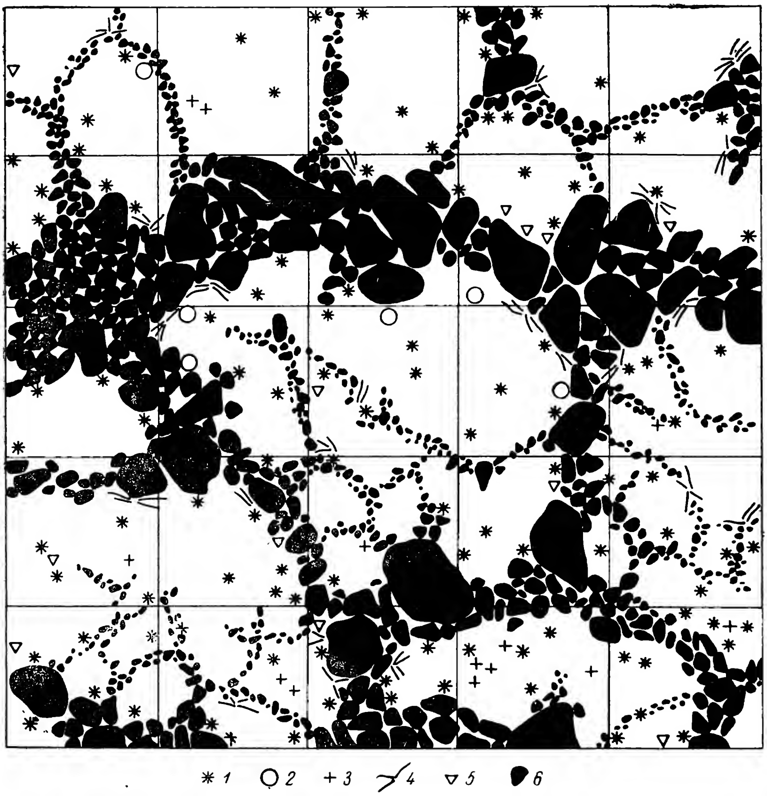


Рис. 1. Участок разнотравно-злаковой тундры на плато Путорана. Высота 950 м над ур. м. Площадка 5×5 м (к описанию № 05-79).

1 — *Deschampsia borealis*, 2 — *Oxyria digyna*, 3 — *Lagotis minor*, 4 — *Cerastium beeringianum*, 5 — *Saxifraga cernua*, 6 — камни и щебень.

прижаты к поверхности почвы, изолированы друг от друга щебнистыми пространствами, видовой состав их беден.

Описание № 01-79, 24 VII 1979 (рис. 2). Плоская поверхность плато на высоте 950 м над ур. м. с уклоном на юг 2—3°. Щебнистый, обдуваемый со всех сторон участок с отдельными камнями диаметром до 20—25 см. В зимнее время мощность снежного покрова не более 10—20 см, а в отдельные периоды участок бесснежен. Сухо.

Растения образуют не связанные между собой «куртины» размером от 20 до 80 см в диаметре (отсюда название «куртинные тундры»); расстояние между куртинами — от нескольких сантиметров до 1.5—2 м. Кустарничковый и лишайниковый ярусы сливаются по высоте в один ярус мощностью 1—4 см (цветоносы дриады до 10 см). Общее покрытие 20%. Состав: *Dryas octopetala* (sp), *Novosieversia glacialis*, *Carex melanocarpa* (sol), *Saxifraga bronchialis* (un), *Cetraria delisei* (15%), *C. nivalis* и *C. cucullata* (2%), *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris* (3%), *Thamnolia vermicularis* и *Alectoria ochroleuca* (< 1%), эпилитные лишайники (2%). Наиболее обильные растения образуют или отдельные синузии, или фрагменты лишайниково-дриадовых фитоценозов. Состав последних хотя в целом и однороден, но каждый из них имеет свои черты — индивидуальный по обилию набор лишайников.

Как можно судить по описанию и рисунку, на данной стадии оформления ценотических отношений создаются уже не только синузии, но и микрогруппировки из растений разных ярусов (хотя ярусы сильно сжаты и часто морфологически неразделимы). Появляется и эдификатор, в частности *Dryas octopetala*, создающий в своих куртинах среду для существования ряда других растений. Эти микрогруппировки уже должны рассматриваться как фрагменты фитоценозов. Однако отдельные синузии и фрагменты фитоценозов этого участка не связаны между собой, не оказывают друг на друга ценотического влияния

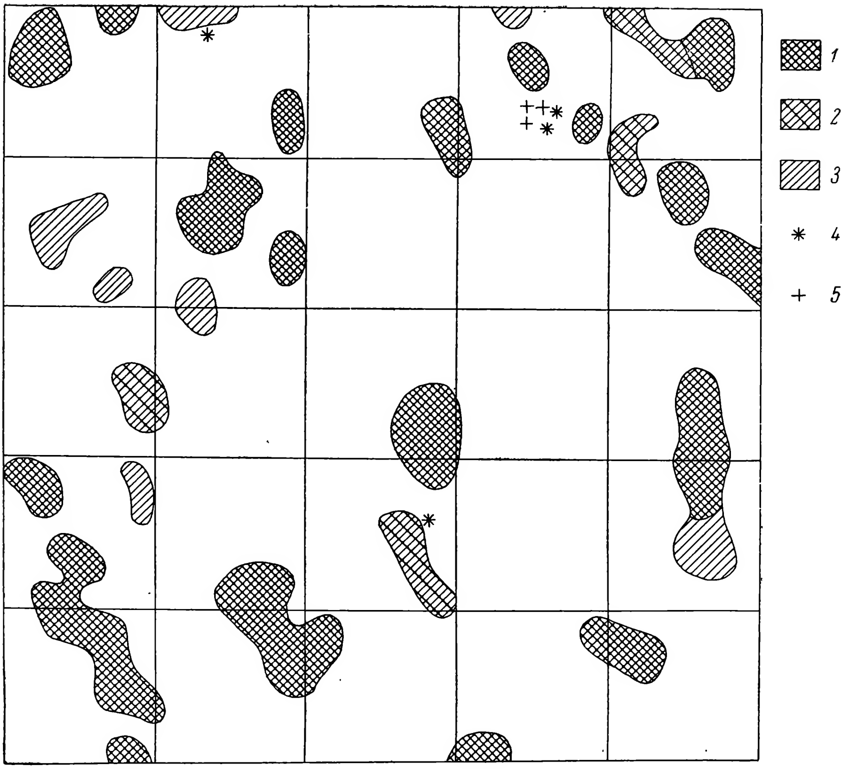


Рис. 2. Участок куртинной дриадовой тундры на плато Путорана. Высота 950 м над ур. м. Площадка 5×5 м (к описанию № 01-79).

1 — фрагмент фитоценоза Dryas octopetala+Cetraria delisei, *2* — фрагмент фитоценоза Dryas octopetala + Cladina (*Cladina arbuscula, C. rangiferina*), *3* — синузия Dryas octopetala, *4* — *Novosieversia glacialis*, *5* — *Carex melanocarpa*.

ни через надземные, ни через подземные части (корневые системы у них обычно не смыкаются), поэтому участки (фитохоры) такой тундры не являются в целом ценотически обусловленными образованиями (комплексами или фитоценозами).

Подобные растительные группировки нередки также среди каменных россыпей (развалов) на плоской вершине плато, где образуются каменные полигоны («котлы»). Здесь базальтовые глыбы диаметром 20—150 см морозными процессами «организуются» в каменные многоугольники с шириной каменной сети 0.5—3 м. В центре полигонов, располагаясь почти на одном уровне с глыбами каменной сети, имеются пятна мелкозема (с мелким щебнем) диаметром 30—300 см. Растительность пятен весьма разнообразна. Это (наряду с одиночными растениями) — одновидовые куртины и наногруппировки нескольких видов растений, причем каждое пятно отличается своим набором растений и наногруппировок. Однако на значительных площадях каменных россыпей набор растений и группировок в целом отличается большим постоянством. Приведем описание одного из участков, составленное из суммы рядом расположенных, но не контактирующих между собою пятен.

Описание № 04-79, 25 VII 1979 (рис. 3). Каменная россыпь с пятнами мелкозема диаметром 0.5—3.0 м в центрах полигонов («каменных котлов»). Снежный покров на пятнах, по-видимому, не превышает 20 см (а на ряде пятен и вообще отсутствует), вследствие чего в зимнее и весеннее время условия для существования растений довольно суровые.

На суглинистых пятнах, помимо одиночных цветковых растений, имеются отдельные небольшие синузии нескольких видов (*Dryas octopetala*, *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *Salix polaris*), причем синузии *Salix polaris* совместно с синузиями *Cetraria delisei* образуют наногруппировки — фрагменты фитоценозов. Синузии и фрагменты фитоценозов обычно располагаются по краям

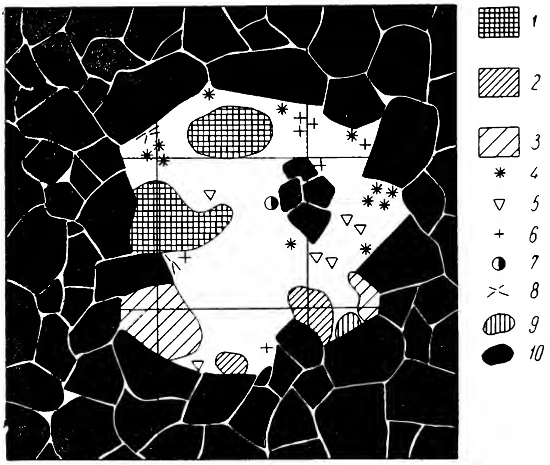


Рис. 3. Пятно мелкозема внутри каменного полигона на плато Путорана. Высота 1000 м над ур. м. Площадка 3×3 м (к описанию № 04-79).

1 — фрагмент фитоценоза Salix polaris+Cetraria delisei, *2* — синузия Dryas octopetala, *3* — синузия Carex bigelowii (с доминантом *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*), *4* — *Deschampsia borealis*, *5* — *Myosotis asiatica*, *6* — *Luzula nivalis*, *7* — *Saxifraga nelsoniana*, *8* — *Cerastium beeringianum*, *9* — *Saxifraga bronchialis*, *10* — камни.

пятен под защитой камней, где, по-видимому, микроклимат более благоприятный в связи с нагреванием камней солнцем, а также в связи с накоплением здесь зимой большего слоя снега. Каждое пятно имеет свой набор растений, на некоторых довольно обильна *Salix polaris*, на других — *Deschampsia borealis*, или *Dryas octopetala*, или *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*. Общий список видов по ряду пятен включает *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *C. melanocarpa*, *Cerastium beeringianum*, *Dryas octopetala*, *Deschampsia borealis*, *Draba* sp., *Lagotis minor*, *Luzula nivalis*, *Minuartia arctica*, *Myosotis asiatica*, *Nardosmia gmelinii*, *Oxyria digyna*, *Pachypleurum alpinum*, *Salix polaris*, *Saxifraga bronchialis*, *S. nelsoniana*, а также *Cetraria delisei*, *Cladina arbuscula*, *C. stellaris*, *Dicranum* sp., *Rhacomitrium lanuginosum*.

Растительная группировка каждого пятна данного типа, как это видно из рис. 3, не является ценотически ассоциированным образованием. На отдельных пятнах представлены как одиночные растения, так и автономные синузии (например, Carex bigelowii) и даже фрагменты фитоценозов (в данном случае Salix polaris+Cetraria delisei), которые расположены довольно далеко друг от друга. Эти элементы на пятнах почти не контактируют ни в надземной, ни в подземной частях, а если и контактируют при близком расположении, то не создают ценотических взаимодействий, т. е. не оказывают влияния на состав и обилие видов соседних группировок. Отдельные пятна также не контактируют друг с другом — они разделены каменной сетью. В связи с этим серия соседних пятен в целом также не может рассматриваться как ассоциированное образование (фитоценоз, комплекс). Но, как уже было отмечено, на отдельных пятнах начинают формироваться ценотические отношения — создаются синузии и даже небольшие фрагменты фитоценозов. Фитохоры таких каменных котлов, как и рассмотренная ранее фитохора куртинной лишайниково-дриадовой тундры на щебнистом почти бесснежном участке, представляют вторую стадию формирования растительных сообществ. Такая же структура ценотических отношений существует в ряде щебнистых и мелкоземисто-щебнистых дриадово-сиверсиевых, дриадово-разнотравных и других типов тундр с куртинным растительным покровом.

Интересно то, что некоторые из рассмотренных фрагментов нигде в данном районе не представлены в виде полностью сформированных фитоценозов на более или менее значительной площади (например, фрагменты Salix polaris+Cetraria delisei), что может свидетельствовать о том, что на определенной стадии формирования растительные сообщества существуют лишь в виде фрагментов, клочков, не занимая еще больших площадей, на которых они смогли бы полностью выразить свои свойства. Это приводит к сомнению, следует ли учитывать возможность самостоятельного существования отдельных элементов пестротности на больших площадях при разделении внутриценозной и надценозной неоднородности (Петровский, 1962; Катенин, 1972, 1974; Грибова, 1980); правильно ли, что в тех случаях, когда отдельные мелкие элементы растительного покрова не существуют на больших площадях, они не могут рассматриваться как самостоятельные, автономные образования? Помимо такого сомнения, возникает и убеждение, что иногда подобные элементы растительного покрова (особенно

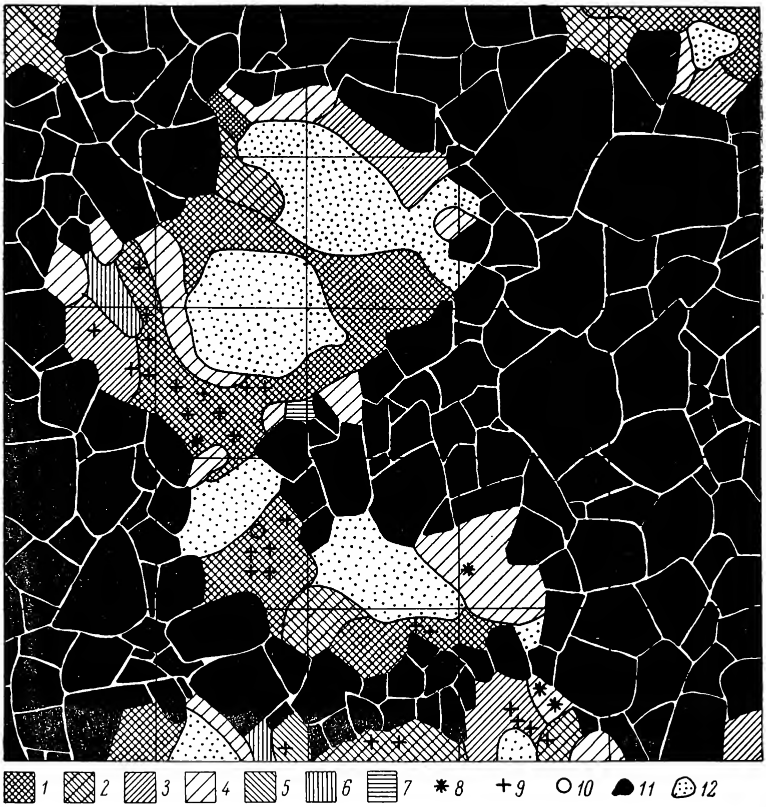


Рис. 4. Участок каменной россыпи с пятнами мелкозема в центре полигонов («каменных котлов») на плато Путорана. Высота 1000 м над ур. м. Площадка 5×5 м (к описанию № 03-79).

1 — фрагмент фитоценоза Dryas octopetala+Cetraria delisei, *2* — фрагмент фитоценоза Carex bigelowii+Cetraria delisei, *3* — синузия Dryas octopetala, *4* — синузия Carex bigelowii, *5* — синузия Cetraria delisei, *6* — синузия Cladina arbuscula, *7* — синузия Rhacomitrium lanuginosum, *8* — *Saxifraga nelsoniana*, *9* — *Salix polaris*, *10* — *Polygonum bistorta*, *11* — глыбы базальта, *12* — пятна мелкозема с мелким щебнем.

в арктической и северной субарктической тундрах) являются уже не фрагментами фитоценозов, а фитоценозами ввиду того, что из-за «миниатюризации жизни» на Крайнем Севере (Чернов, Матвеева, 1979) их основные доминанты-эдификаторы полностью проявляют свои ценотические свойства на этих малых площадях (в связи с размерами таких образований они могут быть названы нано- или микрофитоценозами).

Следующий пример растительной группировки на каменных россыпях плато Путорана представляет уже третью стадию формирования фитоценозов.

Описание № 03-79, 25 VII 1979 (рис. 4). Каменная россыпь с мелкоземисто-щебнистыми пятнами диаметром 50—250 см. Базальтовые глыбы с поперечником в 20—150 см образуют каменные многоугольники до 3—4 м в диаметре при ширине каменной сети 40—300 см. Поверхность мелкоземистых пятен находится ниже верхнего уровня камней, что обусловливает накопление в зимнее время большего слоя снега (вероятно, до 30—40 см), чем в предыдущем описании. Растения размещаются преимущественно по периферии пятен, центры последних заняты голым грунтом. Отмечены *Dryas octopetala* и *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica* (sp), *Deschampsia borealis*, *Lagotis minor*, *Luzula nivalis*, *Nardosmia gmelinii*, *N. glacialis*, *Pachypleurum alpinum*, *Polygonum bistorta*, *Salix polaris*, *Saxifraga bronchialis*, *S. nelsoniana*, *Trisetum altaicum* (sol), *Minuartia macrocarpa* (un), а также *Cetraria delisei*, *C. nigricans*, *Cladina arbuscula*, *Cladonia pleurota*, *Dicranum* sp., *Polytrichum* sp., *Rhacomitrium lanuginosum*.

Наиболее массовые растения создают синузии с довольно высокой степенью их обилия. Синузии Dryas octopetala занимают до 50% площади пятен, как и синузии Cetraria delisei; менее обильны синузии Carex bigelowii (до 30% площади), еще менее обильна Cladina arbuscula (до 5%); незначительные пло-

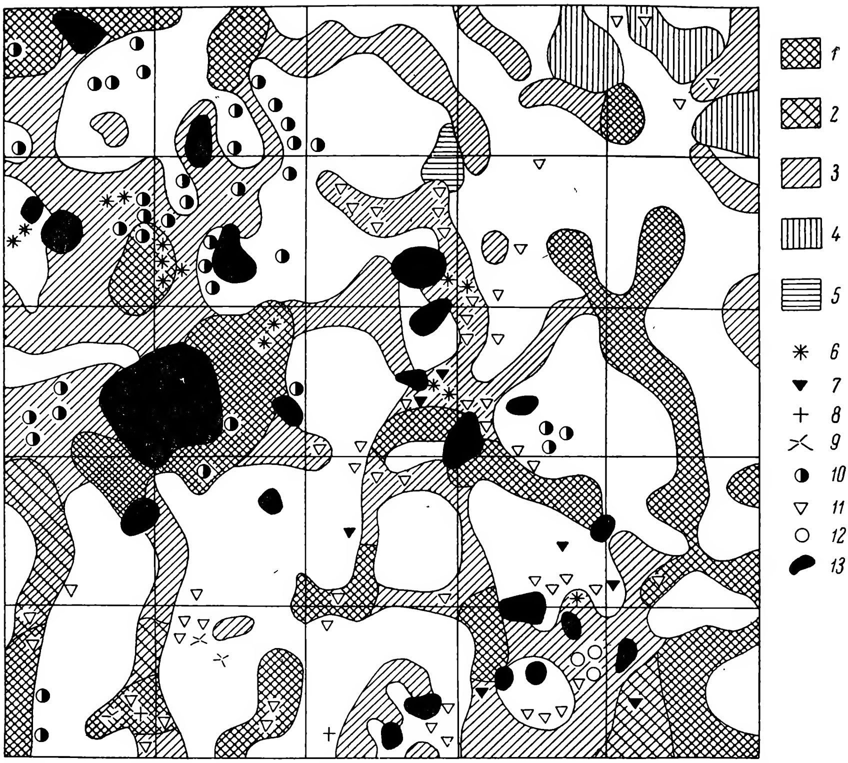


Рис. 5. Участок пятнистой лишайниково-дриадовой тундры на плато Путорана. Высота 950 м над ур. м. Площадка 5×5 м (к описанию № 02-79).

1 — фрагмент фитоценоза Dryas octopetala+Cetraria delisei, *2* — фрагмент фитоценоза Dryas octopetala+ +Cladina *(Cladina arbuscula, C. rangiferina, C. stellaris)*, *3* — синузия Dryas octopetala, *4* — синузия Cassiope tetragona, *5* — синузия Cetraria nigricans, *6* — *Novosieversia glacialis*, *7* — *Polygonum bistorta*, *8* — *Luzula niveais*, *9* — *Minuartia arctica*, *10* — *Nardosmia gmelinii*, *11* — *Salix polaris*, *12* — *Saxifraga bronchialis*, *13* — камни.

щади занимают некоторые другие синузии. Взаимодействие синузий разных ярусов приводит к образованию двухъярусных микрогруппировок — фрагментов фитоценозов, которые превалируют по занимаемой площади над автономными синузиями (рис. 4).

В данной группировке появляется уже новое свойство — начинают взаимодействовать между собой микрогруппировки, которые на предыдущих стадиях формирования растительного покрова были изолированы, вели себя автономно. Возникает конкуренция через корневые системы растений разных микрогруппировок, ведущая к их ценотическим взаимодействиям. Однако это не означает, что данное образование является растительным сообществом — в нем нет единого эдификатора. Это образование представляет собой комплекс синузий и фрагментов фитоценозов. Указанные взаимодействия существуют на отдельном пятне или на примыкающих пятнах, разобщение же их каменной сетью приводит к полной ценотической изоляции — в фитохоре каменной россыпи растительность групп соседних пятен ценотически не организована, не представляет ценотически ассоциированного образования.

Подобная система отношений микрогруппировок создается также в горных пятнистых тундрах, распространенных на щебнисто-мелкоземистых грунтах со среднемощным снежным покровом (в лишайниковых, мохово-лишайниковых и лишайниково-моховых дриадовых, кассиопово-дриадовых, осоково-дриадовых и других тундрах). Отличие последних от рассмотренного примера в том, что «ткань взаимовлияния» здесь непрерывная, так как нет изолирующего барьера в виде каменных колец между отдельными совокупностями группировок. В связи с этим фитохоры данных тундр представляют единое образование, хотя и очень слабо связанное ценотически. Ценотическая связь микрогруппировок осуществляется здесь лишь в узких зонах их контакта. Изменение же среды в целом этими группировками минимальное и происходит только на занятых ими микроучастках, практически не распространяясь на соседние. Рассмотрим это на примере пятнистой лишайниково-дриадовой тундры.

Описание № 02-79, 24 VII 1979 (рис. 5). Мелкощебнистый участок с выходами отдельных камней на горизонтальной поверхности плато со слабым уклоном на юг в 1—2°, 950 м над ур. м.

Состав: *Dryas octopetala* (sp—cop$_1$), *Nardosmia gmelinii*, *Salix polaris* (sp), *Cassiope tetragona*, *Luzula nivalis*, *Minuartia arctica*, *Novosieversia glacialis*, *Polygonum bistorta*, *Saxifraga bronchialis* (sol), *Cetraria delisei* (20%), *C. cucullata* и *C. nivalis* (2%), *C. nigricans* ($<$ 1%), *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina* и *C. stellaris* (2%), *Rhacomitrium lanuginosum* ($<$ 1%). Общее покрытие растительностью 35—40%.

Главенствующую роль в растительном покрове участка играет *Dryas octopetala*, синузии которой образуют узкую связную сеть по небольшим полигональным понижениям глубиной до 5—7 см между голыми щебнистыми пятнами; содоминантом выступает *Cetraria delisei*, которая вплетена в полог дриады, нередко создавая с последней единый, морфологически неразделимый ярус мощностью 3—5 см. Взаимоотношения между этими видами довольно тесные — вероятно, синузия цетрарии существует здесь лишь благодаря дриаде, так как она почти не выходит за пределы куртин последней, создающей ей защиту от неблагоприятных воздействий среды.

Сеть растительной дернины представляет собой чередование фрагментов фитоценозов Dryas octopetala+Cetraria delisei, Dryas octopetala+Cladina и синузий. В целом данное образование (за исключением щебнистых пятен с одиночными растениями на них) уже могло бы рассматриваться не просто как комплекс фрагментов лишайниково-дриадовых сообществ, но как фитоценоз, хотя и простейший по составу и строению (мозаичность лишь намечается), со слабым воздействием на среду эдификатора *Dryas octopetala*, который, несмотря на это, все же определяет существование здесь синузий Cetraria delisei и Cladina, хотя ряд других растений, по-видимому, совершенно независим от дриады. Но так считать, видимо, нельзя, так как в этих группировках «эффект группы» (Норин, 1979 : 173), создаваемый *Dryas octopetala*, значительно ослаблен из-за того, что она образует очень узкие полосы, вследствие чего по всей их ширине сильны краевые влияния, не дающие возможности для проявления полных ценотических свойств вида. Для наглядности здесь можно провести аналогию с узкой одно-двурядной лесной полосой, где эффект группы деревьев не может проявиться полностью и деревья не имеют в полной мере тех показателей, какими они обладают в лесу, так же как и нижние ярусы в этой полосе отличны от ярусов в лесных сообществах. В связи с этим группировки Dryas octopetala+лишайники могут рассматриваться лишь как фрагменты фитоценозов, в которых не выражена полностью синузия эдификатора *Dryas octopetala*.

Фитохора данной тундры представляет собой сочетание агрегаций щебнистых пятен и комплексов отдельных синузий и фрагментов лишайниково-дриадовых фитоценозов.

Подобные тундры являются в значительной мере уже переходными к следующей, четвертой стадии формирования растительных сообществ в горных тундрах Путораны, когда создается хорошо выраженная система взаимозависимостей микрогруппировок, объединяющихся в сложный фитоценоз. Такие тундры с сомкнутым в надземной и подземной частях растительным покровом существуют в депрессиях микро- и мезорельефа на мелкоземистых и щебнистых, обычно избыточно увлажненных грунтах со среднемощным снежным покровом. Это — моховые дриадово-кассиоповые, дриадово-осоковые, осоковые и другие тундры. Однако фитохоры таких тундр не являются однородным образованием — обычно в фон основного растительного сообщества вкраплены фрагменты иных фитоценозов (например, в мохово-дриадовые сообщества всегда вкраплены мохово-осоковые фрагменты) и обязательно небольшие щебнистые или мелкоземистые пятна с агрегациями одиночно растущих растений.

Таким образом, в горных тундрах на северо-западе плато Путорана выделяются следующие фитохоры с разными стадиями формирования растительных сообществ:

1. Агрегации одиночно растущих растений (неопределенные группировки) на мелкоземистых и щебнистых грунтах в местах долгого залеживания снега (эпилитнолишайниковые, разнотравные и злаковые группировки).

2. Куртинные тундры из ценотически не связанных друг с другом фрагментов фитоценозов, автономных синузий и агрегаций на пятнах мелкозема среди каменных многоугольников и на щебнистых грунтах участков с маломощным снежным покровом, подверженных зимней ветровой корразии (дриадовые, сиверсиево-дриадовые, дриадово-разнотравные и другие тундры).

3. Пятнистые тундры из агрегаций «голых» пятен и комплексов ценотически взаимодействующих синузий и фрагментов фитоценозов на мелкоземистых и щебнистых дренированных грунтах со среднемощным снежным покровом (лишайниковые, мохово-лишайниковые и лишайниково-моховые дриадовые, осоково-дриадовые и другие тундры).

4. Тундры с сомкнутым в надземных и подземных частях покровом, представляющие собой сформированные фитоценозы с вкраплениями фрагментов иных фитоценозов на мелкоземистых и щебнистых избыточно увлаженных грунтах со среднемощным снежным покровом (лишайниково-моховые и моховые дриадово-кассиоповые, осоково-дриадовые, дриадово-осоковые, осоковые и другие тундры).

Данные стадии не представляют звеньев единого сукцессионного ряда. Некоторые из перечисленных растительных группировок, несмотря на несформированность в них ценотических отношений, являются климаксами на своих местообитаниях при существующих в настоящее время климатических условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Грибова С. А. (1980). Тундры. В кн.: Растительность европейской части СССР. Л., Наука. — Катенин А. Е. (1972). Принципы классификации растительных сообществ лесотундрового стационара. В кн.: Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л., Наука. — Катенин А. Е. (1974). Геоботанические исследования на Чукотке. Бот. ж., 59, 11. — Куваев В. Б. (1980). Высотное распределение растений в горах Путорана. Л., Наука. — Лавренко Е. М. (1964). Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Норин Б. Н. (1979). Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., Наука. — Павлов Б. С. (1959). Геокриологические особенности Норильского района. В кн.: Материалы по общему мерзлотоведению. VII Междуведомственное совещание по мерзлотоведению. М., Геолиздат. — Пармузин Ю. П. (1964). Средняя Сибирь. Очерк природы. М., Географгиз. — Пармузин Ю. П. (1975). Современные рельефообразующие процессы и генезис озерных котловин. В кн.: Путоранская озерная провинция. Новосибирск, Наука. — Петровский В. В. (1962). Комплексные ассоциации в растительном покрове тундры и лесотундры. Проблемы ботаники, 6. М.; Л., Изд. АН СССР. — Попов Е. А., Пармузин Ю. П. (1975). Водный режим рек и озер Норильского района. В кн.: Путоранская озерная провинция. Новосибирск, Наука. — Соколов И. А. (1976). Геохимия автономного ортоэлювиального почвообразования и выветривания в тундролесной зоне плато Путорана. В кн.: Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Новосибирск, Наука. — Соколов И. А., Тонконогов В. Д. (1975). О почвах плато Путорана. В кн.: Путоранская озерная провинция. Новосибирск, Наука. — Сукачев В. Н. (1934). Что такое фитоценоз? Сов. бот., 5. — Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. (1979). Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., Наука. — Шенников А. П. (1938). Дарвинизм и фитоценология. Сов. бот., 3. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. Л., Изд. ЛГУ.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 II 1981

SUMMARY

An analysis of mountaineous tundras of the north-west of the Putorana plateau (the north of Srednesibirskoye plateau) has been carried out on the basis of interpretation of plant community as a formation, which develops as a result of plant competition and the influence of plants on the invironment.

Four levels of coenotical groups of vegetational cover have been established: 1) agregations (undeterminate groupings of separately growing plants); 2) parterre tundra, which consists of isolated synusia and community fragments; 3) «spotty» tundras, consisting of agregations of «bare» spots and coenotically associated complexes of synusia and fragments of communities; 4) tundras with unite vegetational cover, which represent background communities with the fragments of other communities embedded. The stages listed are not the sections of the integrated succession series. Some of the plant agregations, which belong to different levels of grouping, represent the climaxes at their habitats.

УДК 581.4 : 582.542.1

Л. Р. Петрова, В. А. Банникова

МОРФОЛОГИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ И АНТЭКОЛОГИЯ *ZIZANIA LATIFOLIA (POACEAE)*

L. R. PETROVA, V. A. BANNIKOVA. MORPHOLOGY OF THE REPRODUCTIVE ORGANS AND ANTHECOLOGY OF *ZIZANIA LATIFOLIA (POACEAE)*

Изложены результаты сравнительного изучения морфологии четырех типов цветков *Zizania latifolia* — обоеполых, женских, мужских и функционально мужских. Описано строение цветковых чешуй, лодикул, тычинок, пестиков. Особое внимание уделено исследованию семяпочки. Приводятся данные по антэкологии *Z. latifolia.* Прослежены цветение разных форм цветков, процесс их раскрывания, рост тычиночных нитей, выдвижение рылец и т. д. Для женских цветков установлены два типа цветения, различающихся по времени прохождения и ритму.

Большинство злаков имеет обоеполые цветки, но известны виды с раздельнополыми цветками, а также полигамные, у которых разные половые формы цветков — раздельнополые и обоеполые — встречаются на одном растении. При этом однодомные и двудомные злаки более редки, чем полигамные (Пономарев, 1964).

К группе полигамных злаков относится, в частности, цицания широколистная *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf. Метелка ее содержит четыре половые формы цветков: обоеполые, женские, мужские и функционально мужские (Банникова, 1976а). Для этого злака характерен утренний ритм раскрывания цветков. Особенностью цветения цицании широколистной является наличие интервалов продолжительностью в одни сутки (Банникова, 1976б). Среди других анемофильных растений такое цветение известно у ситников (*Juncus*) и названо А. Н. Пономаревым (1966) пульсирующим.

Сведения о морфологическом строении цветков цицании широколистной весьма фрагментарны и касаются лишь женских и мужских цветков (Рожевиц, 1934, 1937; Цвелев, 1976). Данных о морфологии обоеполых цветков в литературе нет. Отсутствуют также сведения о строении семяпочки, зародышевого мешка и особенностях цветения разных половых форм цветков.

В связи с этим мы поставили своей целью изучить морфологию всех половых форм цветков цицании широколистной, особенности их цветения, строение семяпочки и зародышевого мешка. Материал собран в августе 1972—1976 гг. в окрестностях г. Перми. При антэкологических наблюдениях использовали методику, разработанную Пономаревым (1960). Измерение длины чешуй производили у 40 цветков каждой формы (всего исследовано для этой цели 160 цветков). Эмбриологический материал фиксировали в смеси Чемберлена (18 : 1 : 1). Продольные срезы цветков толщиной 12 мкм готовили на ротационном микротоме. Препараты окрашивали гематоксилином по Гайденгайну и Эрлиху.

Результаты исследования

Морфология репродуктивных органов. Метелка цицании широколистной содержит небольшое число обоеполых цветков (36—70), которые расположены в верхней части соцветия, ниже женских. Обоеполые цветки имеют две цветковые чешуи (нижнюю и верхнюю), две лодикулы, шесть тычинок и один пестик (рис. 1).

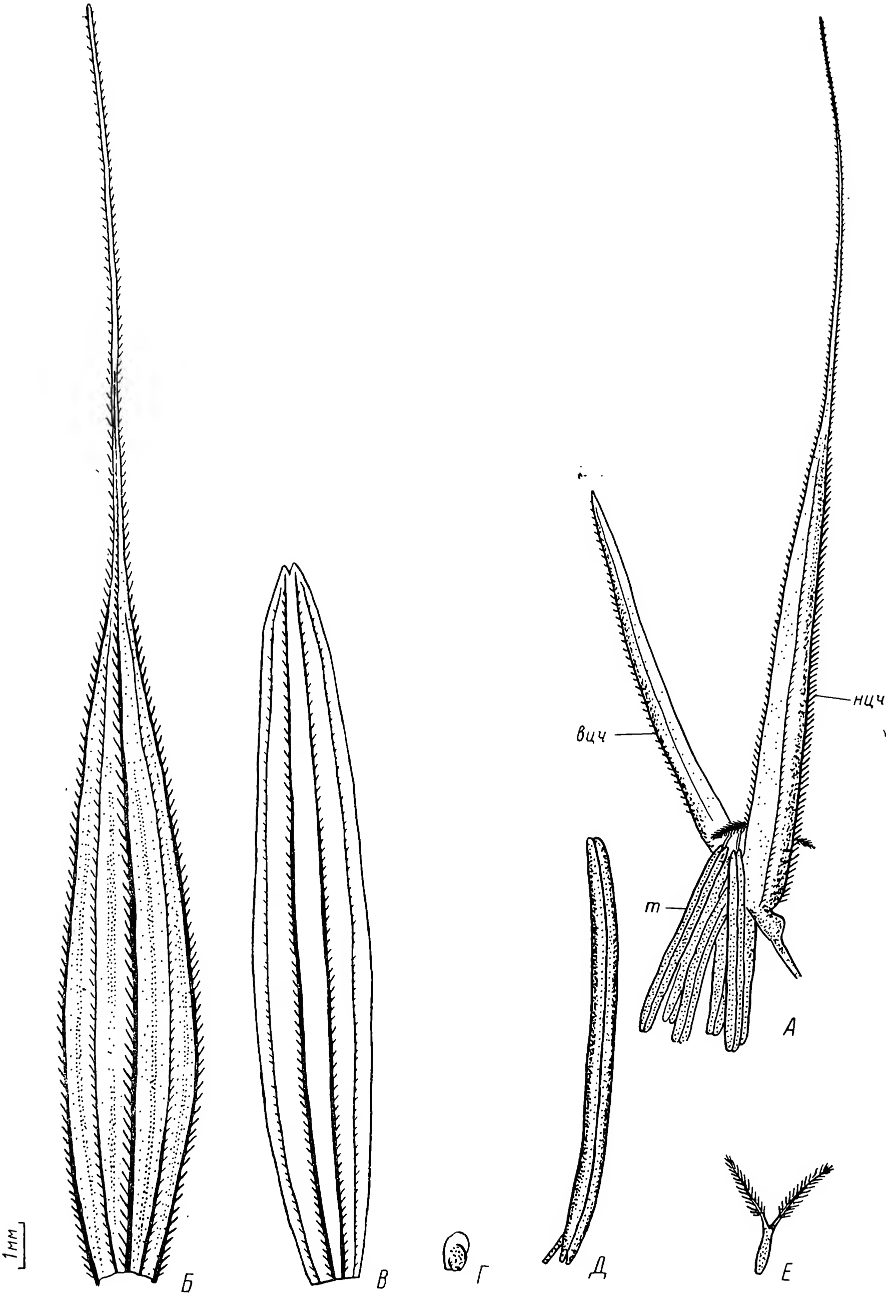


Рис. 1. Обоеполый цветок *Zizania latifolia.*

А — общий вид, *Б* — нижняя цветковая чешуя, *В* — верхняя цветковая чешуя, *Г* — лодикула, *Д* — тычинка, *Е* — пестик. *нцч* — нижняя цветковая чешуя, *вцч* — верхняя цветковая чешуя, *т* — тычинка.

Нижняя цветковая чешуя 1.1—2 см дл. (без ости) ланцетовидной формы зеленого цвета, плотная, жесткая и снабжена на верхушке остью длиной в среднем 2 см. На нижней цветковой чешуе имеется 5 жилок, вдоль которых располагаются короткие волоски. Наиболее сильное опушение отмечается над центральной жилкой (килем), более мощной по сравнению с другими жилками. Она переходит в длинную ость. Хорошо развиты и опушены краевые жилки, которые также продолжаются в ости, в связи с чем последняя при основании имеет 3-гранную форму. Жилки, расположенные между краевыми жилками и килем, до ости не доходят и опушены более короткими и прижатыми волосками. Между всеми жилками проходят продольные складки, в связи с чем нижняя цветковая чешуя имеет складчатую форму.

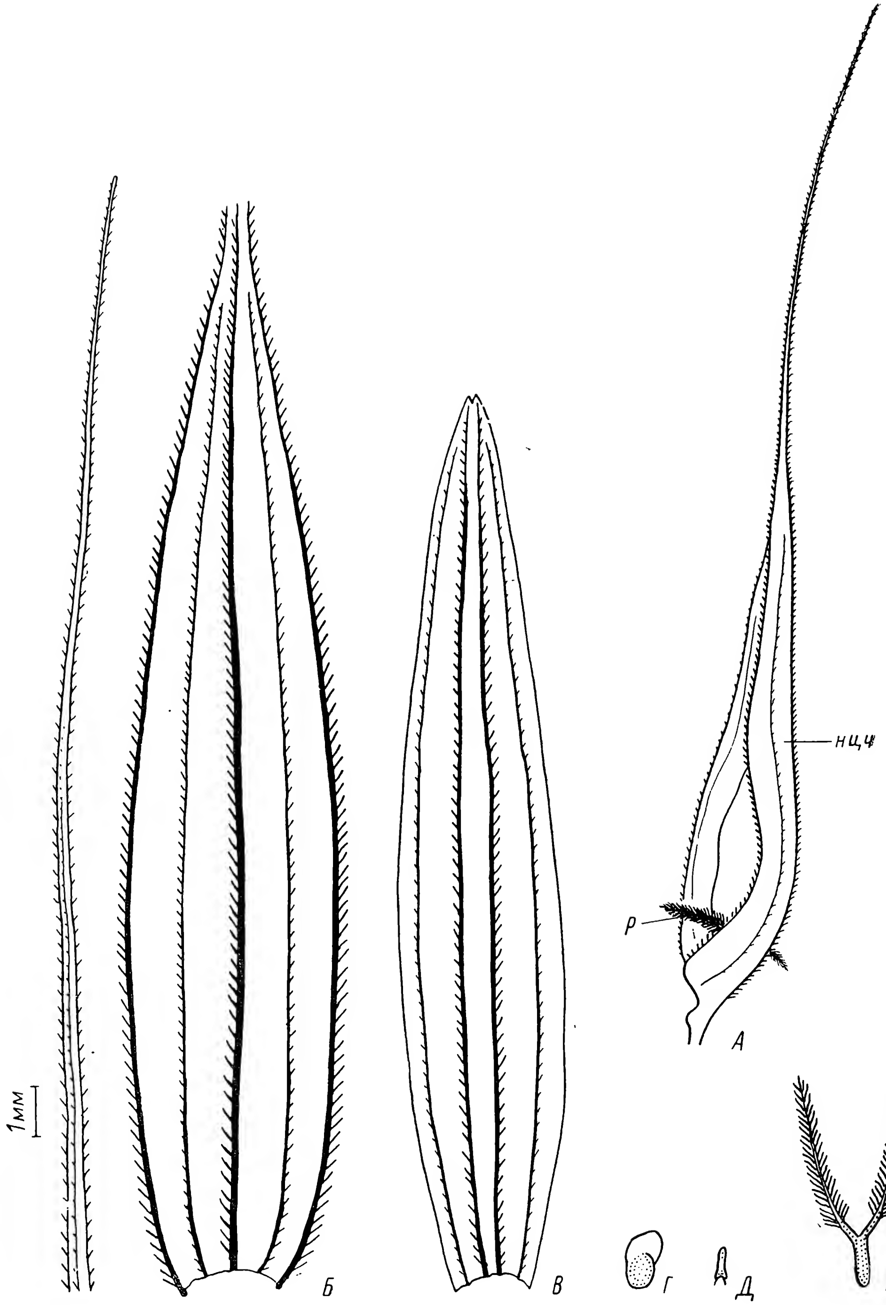


Рис. 2. Женский цветок *Zizania latifolia*.

Д — редуцированная тычинка, *Е* — пестик с двулопастным рыльцем. *р* — рыльце. Остальные обозначения, как на рис. 1.

Верхняя цветковая чешуя тонкая, пленчатая, на верхушке 2-зубчатая. Она снабжена четырьмя жилками, из которых две являются центральными. Последние заканчиваются в зубцах чешуи и покрыты хорошо заметными волосками. Боковые жилки не доходят до верхушки чешуи и покрыты более тонкими и короткими волосками, чем центральные жилки. Напротив нижней цветковой чешуи находятся две лодикулы в среднем 0.8 мм длины. Поверхность лодикул гладкая. За лодикулами в два круга располагаются 6 тычинок. По этому признаку цицания широколистная отнесена к трибе *Oryzeae*. Длина пыльников колеблется от 0.7 до 0.9 см. В центре цветка расположен пестик с двумя

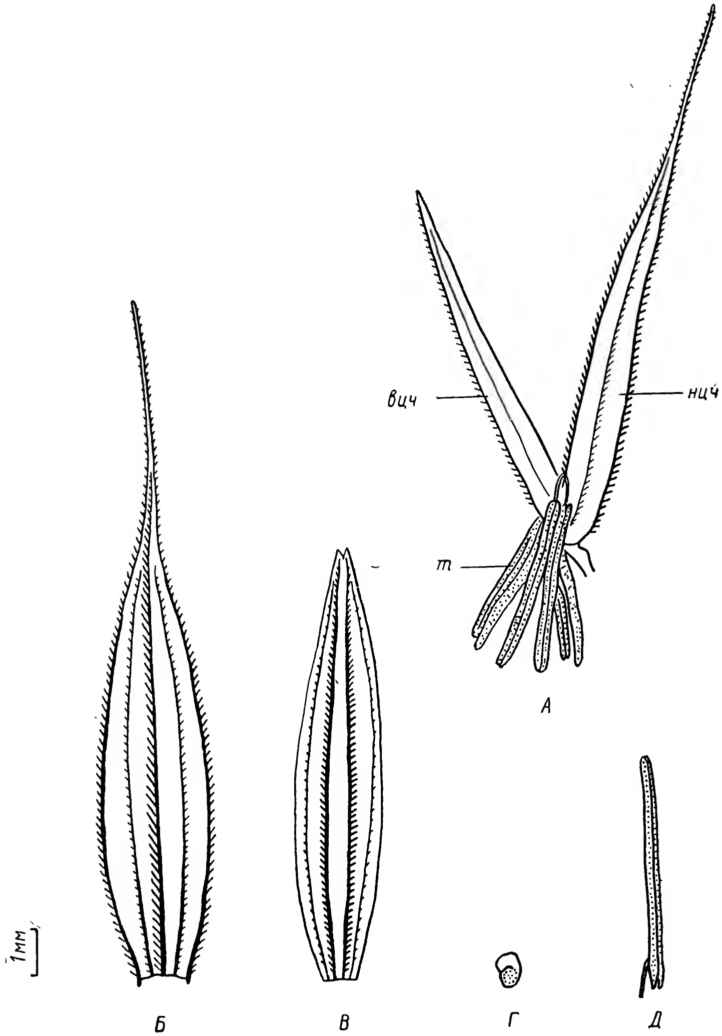


Рис. 3. Мужской цветок *Zizania latifolia*.
Обозначения, как на рис. 1.

перистыми рыльцами. Длина их — 2.5 мм. Завязь продолговатой формы 1 мм дл.

Женские цветки сосредоточены на верхушке метелки. Число их в одном соцветии составляет 110—256. Они хорошо отличаются от других линейной формой нижней цветковой чешуи и наиболее крупными размерами. Длина нижней цветковой чешуи без ости составляет 2.2 (1.7—3.0), длина ости — 3 см (рис. 2). Число жилок на нижней и верхней цветковых чешуях такое же, как у обоеполых цветков. Лодикулы более крупные (1.2—1.5 мм дл.). Верхний край их гладкий, реже — опушенный длинными волосками. Женские цветки содержат 6 редуцированных тычинок очень небольшой (около 1 мм) длины, т. е. не длиннее завязи. Пестик значительно более крупный, чем в обоеполом цветке, в основном за счет увеличения размеров рылец, которые достигают 4 мм длины и покрыты густыми волосками. Завязь удлиненной формы, 1.2—1.5 мм длины. Наряду с пестиками обычного строения в женских цветках довольно часто встречаются пестики с тремя рыльцами.

Ниже обоеполых цветков, в средней и нижней частях метелки цицании широколистной расположены многочисленные мужские цветки. Число их в одном соцветии составляет 382—525. Они имеют меньшие размеры (без ости 0.4—1.5 см дл., средняя — 0.8 см, ости в среднем 1.2 см дл.) по сравнению с обоеполыми и женскими цветками. Форма нижней цветковой чешуи, как и у обоеполых цветков, — ланцетовидная (рис. 3). Строение цветковых чешуй и число ты-

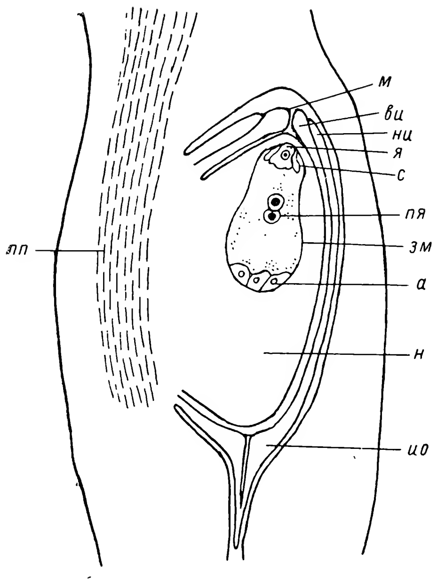


Рис. 4. Схема семяпочки *Zizania latifolia* на продольном (дорсивентральном) срезе.

ни — наружный интегумент, *ви* — внутренний интегумент, *н* — нуцеллус, *м* — микропиле, *зм* — зародышевый мешок, *я* — яйцеклетка, *с* — синергиды, *пя* — полярные ядра, *а* — антиподы, *ио* — интегументальный обтуратор, *пп* — проводящий пучок.

чинок в мужских цветках такое же, как у обоеполых. Длина пыльников колеблется от 0.5 до 0.7 см. Некоторые мужские цветки содержат редуцированные пестики. Завязь их в таких случаях не превышает 0.5, а рыльца — 1.5 мм длины. Последние покрыты короткими и редкими волосками. Во время цветения рыльца не выдвигаются из цветка и поэтому не улавливают пыльцевых зерен.

Функционально мужские цветки в основном такого же строения, как и обоеполые, но отличаются от них меньшими размерами пестика, длина которого не превышает 2 мм.

Общее число цветков всех типов в метелке цицании широколистной колеблется от 680 до 782.

В завязи обоеполых и женских цветков развивается одна семяпочка, занимающая боковое положение. По классификации М. И. Савченко (1973), семяпочку цицании широколистной следует относить к ана-кампилотропному типу. Семяпочка крупная, широкоэллиптическая, почти заполняет полость завязи. Она снабжена большим плацентарным проводящим пучком, который заканчивается в халазальной области в непосредственной близости к антиподам (рис. 4). Хорошо выражены интегументы — наружный и внутренний. Каждый из них состоит из двух слоев клеток. Плаценто-халаза хорошо развита. Микропиле образовано внутренним интегументом, наружный укорочен и края его не доходят до верхушки семяпочки. В семяпочке формируется обтуратор. Он образован наружным интегументом и имеет вид складчатого выступа, входящего в канал столбика. Интегументальный обтуратор наблюдается также и у некоторых других злаков; например, он хорошо выражен у семяпочки цицании водяной *Zizania aquatica* L. (Беліцер, 1963) и ячменя обыкновенного *Hordeum vulgare* L. (Савченко, Петрова, 1963). Это образование помогает ориентировать нисходящий рост пыльцевых трубок.

По мере созревания зародышевого мешка значительная часть клеток наружного интегумента дегенерирует. Наружный интегумент резко отличается от внутреннего и от внутренней эпидермы стенки завязи, клетки которых вполне жизнедеятельны, обильно заполнены цитоплазмой и имеют относительно крупные ядра.

Нуцеллус состоит из довольно крупных паренхимных клеток, его эпидерма покрыта тонким слоем кутикулы. Эпидерма и прилегающий к ней слой клеток нуцеллуса на стадии зрелого зародышевого мешка сохраняют жизнедеятельность, все другие клетки в значительной степени разрушены (рис. 4).

Зародышевый мешок на ранней стадии развития имеет овальную форму, в дальнейшем сильно удлиняется, иногда незначительно расширяется в халазальной части. Археспориальная клетка появляется непосредственно под эпидермой нуцеллуса и без предварительного деления превращается в материнскую клетку макроспор. Она отличается от смежных клеток нуцеллуса более крупным размером и густым протоплазматическим содержимым, без вакуолей. В результате мейоза материнской клетки образуются 4 макроспоры, расположенные в одну линию. Три из них отмирают, четвертая, обычно халазальная, развивается в зародышевый мешок. Развитие зародышевого мешка происходит по Polygonum-типу и во многом сходно с таковым у риса полевого и цицании водяной (Яковлев, 1950; Cynthia, Hugh, 1960; Беліцер, 1963). В микропилярном конце зрелого зародышевого мешка располагается яйцевой аппарат, который состоит из яйцеклетки и двух синергид (рис. 4). Яйцеклетка крупная, грушевидной формы, с крупным ядром. Полярные ядра, более крупные, чем ядро яйцеклетки, первоначально находятся в противоположных концах центральной клетки, затем они постепенно сближаются, приходят в контакт друг с другом и располагаются почти в центральной части клетки. В зрелом зародышевом мешке полярные ядра располагаются непосредственно под яйцевым аппаратом. Некоторое время они сохраняют свою индивидуальность.

Три антиподы расположены на плаценто-халазальной стороне семяпочки. Они рано (до оплодотворения) дегенерируют, поэтому не могут выполнять гаусториальную функцию, приписываемую антиподам других злаков (Александров и др., 1944).

Цветение разных форм цветков

Цветение обоеполых и мужских цветков *Zizania latifolia* не отличалось от цветения цветков большинства утренних злаков, но происходило в более замедленном темпе. При этом нижняя цветковая чешуя отодвигалась от верхней, образуя угол в 40—45°. Мы рассмотрим в качестве примера цветение обоеполого цветка. Цветковые чешуи расходятся в течение 45—50 мин. Рост тычиночных нитей начинается еще до полного раскрывания цветка и продолжается около 40 мин. Пыльники отклоняются в сторону и опрокидываются из цветка последовательно один за другим с интервалом 2—6 мин. Их пыление начинается в таком же порядке и продолжается 40—50 мин. Рыльца выдвигаются из цветка лишь после опрокидывания пыльников. После окончания пыления цветок остается открытым еще в течение 3 ч. Процесс закрывания цветка длится 1 ч — 1 ч 20 мин. Общая продолжительность цветения обоеполого цветка составляет 5—6 ч. Мужские цветки оставались открытыми после опорожнения пыльников более длительное время по сравнению с обоеполыми.

Цветение женских цветков цицании также происходило в замедленном темпе, но отличалось от цветения других утренних злаков. Отличие состояло в том, что полного раскрывания цветков обычно не было, лишь в нижней части цветка между чешуями появлялась щель. В теплую погоду было обнаружено два типа цветения женских цветков.

1-ый тип. Образование щели между цветковыми чешуями происходит в течение 30—40 мин. Затем в образовавшуюся щель постепенно выдвигаются и затем расправляются рыльца с интервалом 20—30 мин. С выдвинувшимися рыльцами цветок находится около 3 ч, после чего щель постепенно уменьшается. Этот процесс длится 50 мин. Общая продолжительность цветения составляет 4 ч 30 мин—5 ч.

2-й тип. Образование щели между цветковыми чешуями длится 20—30 мин, но затем приостанавливается, и цветок с узкой щелью в нижней части остается до следующего дня. Через 24—25 ч раздвигание чешуй в нижней части цветка возобновляется и продолжается 20 мин. Затем в образовавшуюся щель с интервалом 4—5 мин выдвигаются рыльца. В дальнейшем цветение происходит таким же образом, как и в первом типе. Общая продолжительность его — 29—30 ч.

Образование щели, через которую выдвигались рыльца, было замечено также у женских цветков *Zizania aquatica* (Бондарь, 1957). Л. Р. Петрова (1971) наблюдала неполное раскрывание цветков у *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc.; у этого злака в отличие от цицании нижняя и верхняя цветковые чешуи слегка отодвигались одна от другой в верхней части цветка. В прохладную погоду чешуи женских цветков цицании широколистной раздвигались полностью, как и у других злаков.

После закрывания цветков рыльца оставались снаружи и могли дополнительно воспринимать пыльцу. По нашим наблюдениям, они долго оставались свежими и начинали увядать лишь спустя 48 ч.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., Александрова О. Г., Яковлев М. С. (1944). О характерных чертах морфологии плода злаков типа маиса *Zea mays* L. Сов. бот., 6. — Банникова В. А. (1976а). Морфология соцветия и особенности цветения *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf. Бот. ж., 61, 8. — Банникова В. А. (1976б). Ритмика цветения цицании широколистной (*Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf. Экология опыления, 2. — Беліцер Н. В. (1963). До ембріології зизанії водяної (*Zizania aquatica* L.). Укр. бот. ж., 20, 4. — Бондарь М. И. (1957). Биологические особенности озерного риса (*Zizania aquatica* L.). Тр. бот. сада АН УССР, 4. — Петрова Л. Р. (1971). Некоторые данные о цветении бамбуков. Бот. ж., 56, 9. — Пономарев А. Н. (1960). Изучение цветения и опыления растений. Полевая геобот., 2. — Пономарев А. Н. (1964). Цветение и опыление злаков. Уч. зап. Пермского гос. унив., 114. — Пономарев А. Н. (1966). Некоторые приспособления злаков к опылению ветром. Бот. ж., 51, 1. — Рожевиц Р. Ю. (1934). *Zizania* L. Флора СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. М.; Л. — Савченко М. И. (1973). Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л., Наука. — Савченко М. И., Петрова Л. Р. (1963). Морфология семяпочки ячменя *Hordeum vulgare* L. и некоторые особенности ее развития. Бот. ж., 48, 11. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — Яковлев М. С. (1950). О строении плода риса (*Oryza sativa* L.). Бот. ж., 35, 2. — Cynthia E. W., Hugh M. D. (1960). A developmental study of wild rice — *Zizania aquatica* L. Canad. J. Bot., 38, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Пермский государственный университет.

Получено 4 I 1981.

SUMMARY

The results of a comparative study of the morphology of the four flower types in *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf — bisexual, male and female, and functionally male, are given. Some new data on anthecology are listed. Two types of flowering, which differ in time and rhythm, have been established for female flowers of *Z. latifolia.*

УДК 539.22 : 577.95 : 582.886

Л. Е. Водолазский

РАЗВИТИЕ СТРУКТУРЫ ВОНТОГЕНЕЗЕ *CHAMAENERION ANGUSTIFOLIUM* И *CHAMAENERION ANGUSTISSIMUM* *(ONAGRACEAE)*

L. E. VODOLAZSKY. DEVELOPMENT OF STRUCTURE IN ONTOGENESIS OF *CHAMAENERION ANGUSTIFOLIUM* AND *CHAMAENERION ANGUSTISSIMUM* (*ONAGRACEAE*)

Выявлена взаимосвязь в развитии морфологического и анатомического строения надземных и подземных органов растений и их частей. В пределах корневых систем растений *Chamaenerion angustifolium* и *Ch. angustissimum* первичное и вторичное анатомическое строение корней разной морфофункциональной специализации варьирует. Специфические черты вторичного анатомического строения корней — широкий прирост наружной флоэмы, образование включенной флоэмы и слоев внутренней перидермы в ксилеме, слабое одревеснение паренхимы ксилемы — связаны с развитием побегов.

С первого года жизни проявляются различия в степени отмирания побегов и в морфогенезе корневых систем, определяющие в дальнейшем разный характер возобновления побегов, формирования каудексов, степень партикуляции и вегетативного размножения у травянистого многолетника *Ch. angustifolium* и полукустарничка *Ch. angustissimum*.

Анализ изменений морфологического и анатомического строения в ходе жизни растений разных жизненных форм позволяет вскрыть специфику формирования их структуры, что важно для разработки теории онтогенеза. Мы изучили морфогенез надземных и подземных органов полукустарничка *Chamaenerion angustissimum* (Hausskn.) Sosn. и травянистого многолетника *Ch. angustifolium* (L.) Scop. от прорастания семени до формирования многолетнего растения. *Ch. angustifolium* широко распространен по всей территории СССР, *Ch. angustissimum* — в юго-западной его части и на Кавказе. Наблюдения за развитием растений проводили в течение шести лет в Ленинградской обл. (*Ch. angustifolium*) и в горных районах Северного Кавказа (*Ch. angustifolium* и *Ch. angustissimum*). В Ленинградской обл. материал собирали в смешанных лесах, на лесных опушках, вырубках, насыпях вдоль дорог, на Северном Кавказе — по каменистым осыпям, на скалистых обрывах и субальпийских лугах. *Ch. angustissimum* собирали в долинах горных ручьев и рек, на каменистых и песчаных осыпях, скалах, на высотах от 1000 до 2500 м над ур. м. Образцы для изучения морфологического и анатомического строения побегов брали через каждые 10—15 дней в течение всего вегетационного периода у растений первого, второго, третьего годов жизни и у многолетних растений. Для сопоставления анатомических процессов в надземных и подземных частях растений одновременно с побегами отбирали пробы корней из разных участков корневой системы. Изучение развития структуры корневых систем проводили у однолетних, двулетних, трехлетних и многолетних растений в течение всего вегетационного периода. Для этого корневые системы растений раз в месяц полностью извлекали из почвы. Морфологическому и анатомическому анализу было подвергнуто также около 150 семян растений обоих видов и по 50 проростков, начиная от прорастания семени и до перехода растения в ювенильную фазу развития.

Формирование куртины у *Ch. angustifolium* и куста у *Ch. angustissimum*, характерных для облика этих растений, происходит в течение 4—5 лет. Корневая система взрослого растения *Ch. angustifolium* занимает площадь в несколько

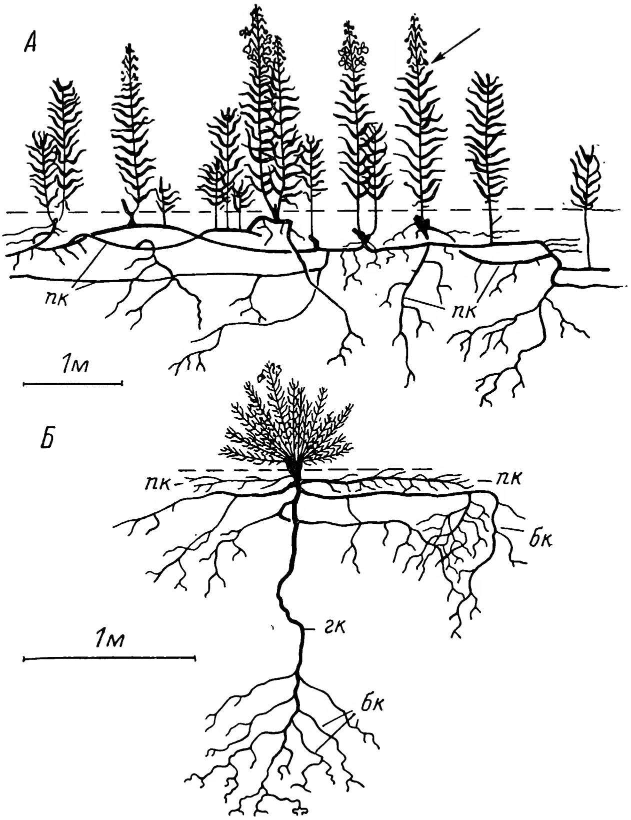


Рис. 1. Общий вид куртины *Chamaenerion angustifolium* (*А*) и куста *Ch. angustissimum* (*Б*). *гк* — главный корень, *пк* — придаточные корни, *бк* — боковые корни. *Стрелкой* показан корневой отпрыск со стержневым придаточным корнем в основании.

десятков квадратных метров и составлена в основном придаточными горизонтальными корнями, главный корень отсутствует (рис. 1, *А*); побеги возобновляются преимущественно из придаточных почек на корнях. Корневая система взрослого растения *Ch. angustissimum* стержневая, с сильным развитием боковых корней, занимает площадь до 3 м^2 (в плане); побеги возобновляются главным образом из пазушных почек (рис. 1, *Б*). Растения обоих видов размножаются семенным и вегетативным путем. У *Ch. angustifolium* вегетативное размножение осуществляется частями придаточных корней с придаточными почками или корневыми отпрысками, а у *Ch. angustissimum* — частями плагиотропных корневищ и редко — придаточных корней. У растений обоих видов на придаточных и боковых корнях изредка образуются специализированные структуры типа выводковых почек, состоящие из придаточной почки с одним или несколькими придаточными корнями в ее основании. Эти структуры имеют непрочный контакт с материнским растением и легко отделяются от него.

У *Ch. angustifolium* преобладает вегетативное размножение, которое начинается на второй год жизни растения. Семенное размножение осуществляется при определенных почвенно-климатических и биоценотических условиях (Данилов, 1938; Корелина, 1959; Böcher, 1962; Берко, 1963; Волкова, 1971, и др.). Растения *Ch. angustissimum* размножаются в основном семенным путем; вегетативное размножение наблюдается только у вполне сформированного куста и сильнее проявляется в периоды, неблагоприятные для семенного размножения.

Семена растений обоих видов мелкие, без эндосперма. Зародыши сравнительно хорошо развиты (1.5 мм дл. у *Ch. angustifolium* и около 2 мм у *Ch. angustissimum*). Нередко образуются трехсемядольные зародыши, причем чаще у *Ch. angustissimum*. Верхушечная почка зародышей *Ch. angustifolium* обычно содержит два листовых зачатка, а у зародышей *Ch. angustissimum* она часто представлена верхушечной меристемой без листовых зачатков. Тем не менее анатомическая дифференциация зародышей *Ch. angustissimum* выражена лучше. У них лучше, чем у зародышей *Ch. angustifolium*, развита сеть прокамбиальных жилок в семядолях, по всей длине центральной жилки и в некоторых боковых жилках отчетливо видны инициали первичной флоэмы, в основании центральной жилки заметны инициали протоксилемы, а иногда и сосуды протоксилемы. В оси зародыша инициали метаксилемы различимы не только в основании корешка, как у зародышей *Ch. angustifolium*, но и в основании гипокотиля. Дифференциация проводящей системы при набухании семени также происходит быстрее у зародышей *Ch. angustissimum*. К моменту прорастания семени созревают сосуды протоксилемы в корневой шейке, в узле семядолей, по всей центральной и в некоторых боковых жилках семядолей; почти по всей длине гипокотиля дифференцируются инициали метаксилемы корневого следа (сердцевина выражена только в узле семядолей), а в корневой шейке начинается созревание сосудов метаксилемы. Аналогичные процессы в зародышах *Ch. angustifolium* начинаются с прорастанием семени.

Готовность семян растений обоих видов к прорастанию высокая (прорастание семян может начаться сразу после созревания плодов), причем у *Ch. angustifolium* прорастание более дружное и начинается на 2—3 дня раньше, чем у *Ch. angustissimum*.

Через 3—5 дней после начала прорастания семенная кожура сбрасывается и уже зеленые семядоли расходятся. Дифференциация всех тканей усиливается. В зоне узла семядолей появляется метаксилема следов семядолей. Главный корень диархный или триархный (в случае трехсемядольности). Гипокотиль имеет корневое строение диархного или триархного типа. У проростков *Ch. angustissimum*, имеющих две семядоли, корень нередко имеет триархное строение, а гипокотиль диархное. Это, вероятно, связано с недоразвитием одной из трех заложившихся семядолей.

Через 7—10 дней начинается рост побега и в узле семядолей появляется камбий, который распространяется в базипетальном направлении. У ювенильных растений *Ch. angustissimum* побег растет быстрее, чем у *Ch. angustifolium*, и к концу первого месяца его длина составляет 2—3 см (у *Ch. angustifolium* — 1—1.5). К этому времени семядоли у растений обоих видов прекращают рост, достигая длины 2—4 мм и начинают отмирать. К концу вегетационного периода побеги растений обоих видов вырастают до 5—7 см и несут до 20 листьев; в верхушечной почке содержится 20 листовых зачатков. У растений *Ch. angustissimum* часто образуются пазушные побеги длиной до 2 см с 14 листьями и листовыми зачатками. Некоторые растения *Ch. angustissimum* в отличие от растений *Ch. angustifolium* в первый же год жизни зацветают.

В конце вегетационного периода наблюдаются отчетливые различия между растениями *Ch. angustifolium*, выросшими в условиях Ленинградской обл. и в горных условиях Северного Кавказа; в горах растения примерно в 2 раза мельче, а их побеги несут в 2 раза меньше листьев. Такие растения часто погибают осенью, что ведет к отсутствию семенного подроста в их популяциях, особенно на высотах выше 1000 м над ур. м. Кроме того, у проростков в горах часто почти не растут семядоли (семенная кожура не сбрасывается), слабо удлиняются гипокотиль и главный корень; верхушечная почка почти не развивается, при этом задерживается дифференциация проводящих тканей, отсутствует вторичный рост. Это также приводит к гибели семенного подроста.

Различия в развитии семенного потомства растений обоих видов в первый год и *Ch. angustifolium* в горах и в Ленинградской обл. позволяют заключить, что характер строения семени *Ch. angustissimum*, имеющего механическую ткань в семенной кожуре, высокая анатомическая дифференциация зародыша (наличие созревших сосудов протоксилемы и инициалей флоэмы в семядолях), быстрая дифференциация проводящей системы при набухании семени и прорастании обеспечивают более высокую выживаемость проростков в горах, а в дальнейшем и более устойчивое развитие семенного потомства у этого вида.

В первый же год жизни выявляются различия в степени развития и характере строения корневых систем. *Ch. angustissimum* отличается устойчивым ростом главного корня, достигающего длины 30 см, и образованием множества

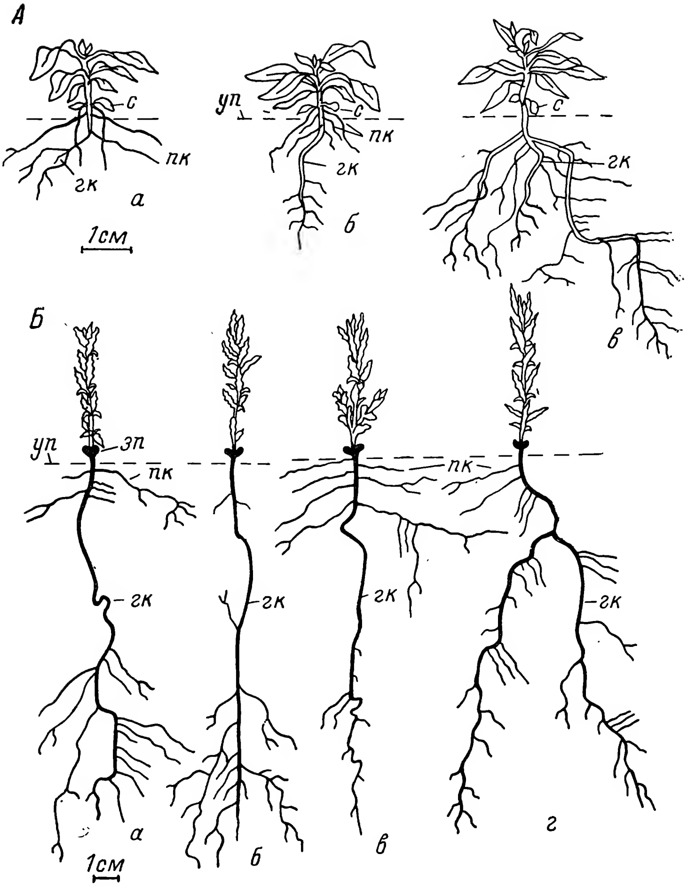


Рис. 2. Корневые системы растений первого года жизни.

А — *Chamaenerion angustifolium* (*а* — кистекорневая, *б* — стержне-кистекорневая, *в* — стержневая многоосевая ветвистая). *Б* — *Ch. angustissimum* (*а* — стержневая с главным корнем, максимально разветвленным в верхней и нижней частях; *б* — стержневая с главным корнем, максимально разветвленным в нижней части; *в* — стержневая с главным корнем, максимально разветвленным в верхней части; *г* — стержневая многоосевая простая).

уп — уровень почвы, *с* — семядоли, *зп* — зимующая почка. Остальные обозначения, что и на рис. 1.

боковых корней (число которых — 150). Корневые системы тех растений, которые переходят к цветению, развиты лучше. В частности, главный корень у них имеет длину примерно 50 см. В разных почвенных условиях характер ветвления корневой системы и степень развития корней меняются (рис. 2, *Б*, *а*—*г*): на песчаных почвах с включениями крупных камней развивается стержневая многоосевая корневая система (здесь и далее классификация корневых систем дана по В. Н. Голубеву, 1962); на галечниках в долинах рек, на осыпях и по склонам гор развивается стержневая корневая система с главным корнем, максимально разветвленным в верхней и нижней частях; на почвах с близкими грунтовыми водами — стержневая, с главным корнем, максимально разветвленным в верхней части (Водолазский, 1976а). В корневых системах некоторых растений в верхнем ярусе ветвления главного корня образуются 1—2 придаточных ризогенных горизонтальных корня, которые, однако, развиты слабее боковых корней.

У растений *Ch. angustifolium* главный корень растет недолго и у большинства из них почти полностью отмирает к концу первого года жизни. При этом образуется кистекорневая система (рис. 2, *А*, *а*). Те растения, у которых главный корень отмирает не полностью или вообще не отмирает в первый год, имеют стержнекистекорневые и стержневые многоосевые ветвистые корневые системы (рис. 2, *А*, *б*, *в*). В некоторых случаях стержневой корень не является главным, он образуется в результате симподиального нарастания и состоит из боковых осей разных порядков.

Осенью у *Ch. angustifolium* побег отмирает до узла семядолей, где расположены зимующие почки; эти почки втягиваются придаточными корнями в поверхностный слой почвы. У *Ch. angustissimum* живыми остаются не только пазушные почки семядолей, но и пазушные почки нижних листьев побега, которые располагаются выше уровня почвы. Иногда и эти почки втягиваются в поверхностный слой почвы. Неполное отмирание монокарпических побегов, обусловленное наличием зимующих пазушных почек возобновления выше поверхности почвы, является одной из характерных черт полукустарничков (Радкевич, 1928; Серебряков, 1952, 1955; Голубев, 1968, и др.). На второй год из пазушных почек семядолей образуются два побега, а у *Ch. angustissimum* в рост могут идти и пазушные почки нижних листьев, что, однако, бывает редко. К концу второго года побеги растений обоих видов достигают высоты 15—20 см.

С каждым годом число побегов в куртине *Ch. angustifolium* и кусте *Ch. angustissimum* увеличивается и возрастает их мощность (в куртине образуется до 200 побегов на 1 м^2, а в кусте — до 50 ветвящихся побегов). Побеги в кусте *Ch. angustissimum* по морфологическому и анатомическому строению и готовности перехода к цветению более или менее равнозначны (длина побегов 40—70 см, число листьев — 50—100), тогда как побеги *Ch. angustifolium* сильно различаются (длина побегов 50—250 см, число листьев — 60—300). Это связано с тем, что побеги *Ch. angustissimum* развиваются из примерно одинаковых по строению и степени сформированности пазушных почек, а побеги *Ch. angustifolium* образуются из придаточных почек, которые различаются степенью сформированности, сложением, анатомическим строением и трогаются в рост в разное время вегетационного периода (Водолазский, 1979). Кроме того, некоторые корневые отпрыски *Ch. angustifolium* начинают расти глубокой осенью, оставаясь в течение зимы в почве. Весной они раньше других выходят на поверхность, быстрее развиваются и зацветают.

У побегов многолетнего растения в отличие от побегов растений первого года жизни листья различаются по размерам, продолжительности роста и жизни. Листья, развивающиеся на подземной части побега (у растений обоих видов), — низовые листья, чешуевидные или пленчатые, живут около недели. Срединные листья, рост которых происходит после выхода побега на поверхность, достигают длины 15—20 см у *Ch. angustifolium* и 3—6 см у *Ch. angustissimum* и живут 4—5 месяцев. Переход от низовых листьев к срединным осуществляется плавно за счет листьев, у которых только начальные фазы развития проходят под землей. Таким образом, ярусная изменчивость листьев побегов многолетних растений связана с внешними условиями развития, но главное — с изменением объема конуса нарастания побега и ростом других органов побега в ходе его развития (Кондратьева-Мельвиль, 1979, и др.). Так, побеги *Ch. angustissimum*, возникающие из надземных пазушных почек, не имеют пленчатых или чешуевидных низовых листьев.

Растения зацветают в середине лета. С увеличением возраста растения сроки перехода к цветению сдвигаются ближе к началу вегетационного периода. Эта закономерность лучше выражена у *Ch. angustissimum*. Например, в кусте трехлетнего растения в конце июня—первой половине июля побегов в генеративной фазе может и не быть, у пятилетних растений их 30—40, а у растений в возрасте более десяти лет — 70—100%. Различия в сроках зацветания зависят и от высоты места произрастания. Так, побеги растений обоих видов на высоте 2500 м зацветают примерно на месяц позже, чем на высоте 1000 м над ур. м.

По мнению ряда авторов (Козлова, 1953; Рачковская, 1957; Шубина, 1958, и др.), такие признаки, как ранний переход большинства побегов в генеративную фазу и незначительный возраст надземных побегов по сравнению с возрастом подземных органов, сближают жизненную форму полукустарничек с жизненной формой травянистый многолетник. Согласно классификации Н. А. Козловой (1953), *Ch. angustissimum* можно называть полукустарничком травянистого типа.

Для анатомии стебля растений обоих видов характерны рано складывающееся кольцевое строение проводящей системы, широкий прирост ксилемы, обилие лубяной и древесинной паренхимы и наличие многочисленных групп внутренней флоэмы. Это зависит от степени развития и характера сложения

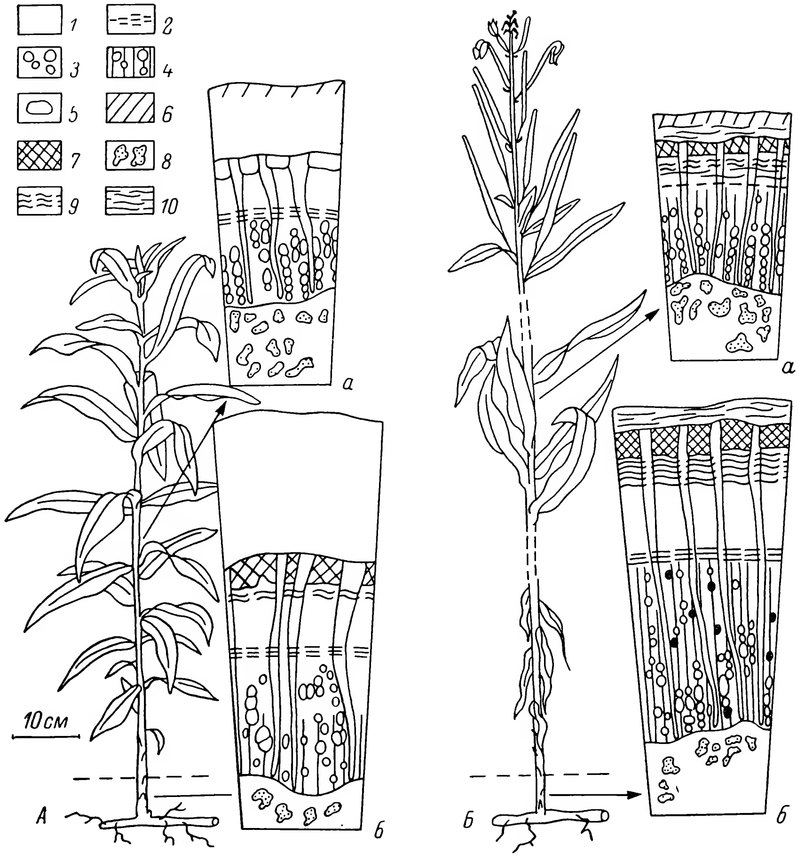


Рис. 3. Анатомическое строение стебля *Chamaenerion angustifolium* во время вегетативного развития (*А*) и плодоношения (*Б*).

а — средняя часть стебля, *б* — основание стебля (подземная часть). *1* — основная паренхима и флоэма, *2* — камбиальная зона, *3* — вторичная ксилема с неодревесневшей паренхимой, *4* — вторичная ксилема с одревесневшей паренхимой, *5* — первичная флоэма, *6* — неодревесневшая механическая ткань, *7* — одревесневшая механическая ткань, *8* — внутренняя и включенная флоэма, *9* — перидерма, *10* — отмершие ткани.

почки, из которой развивается побег, а также связано с большой олиственностью побега и продолжительным периодом роста и жизни листа. Такая закономерность установлена и для других растений (Кондратьева-Мельвиль, 1956, 1979; Валиханов, 1964; Bonnemein, 1969, и др.).

Анатомическое строение стебля в подземной и надземной частях побега неодинаково, что обусловлено разным характером развития его листьев (рис. 3, *А*, *Б*). В подземной части прирост вторичной ксилемы, соответствующий начальному периоду роста побега, когда образуются только чешуевидные листья, содержит мало сосудов; камбий откладывает мелкие сосуды, имеющие спиральные утолщения. Сосуды первичной ксилемы не сохраняются (рис. 3, *А*, *б*), так как вторичный рост в стебле начинается до завершения их формирования. Флоэма состоит в основном из паренхимы. Когда начинается рост многочисленных и крупных срединных листьев на надземной части побега, в подземной его части камбий откладывает широкопросветные сосуды, имеющие лестничные и сетчатые утолщения оболочек, а во флоэме увеличивается количество ситовидных трубок. В надземной же части побега сосудов и ситовидных трубок значительно больше. В подземной части побегов, где листья недоразвиты, число групп внутренней флоэмы меньше, чем в надземной части побега (рис. 3, *А*, *а*, *б*). В основании побегов *Ch. angustissimum*, развивающихся из надземных почек, происходит интенсивное образование внутренней (и даже включенной) флоэмы. Именно из пазушных почек в нижней части таких побегов образуются мощные боковые побеги, не отличающиеся по степени развития от материнских. Это подтверждает связь степени развития внутренней флоэмы с развитием листьев (Кондратьева-Мельвиль, 1956, 1979; Ибраева, 1969, и др.). Сильное развитие внутренней и включенной флоэмы в основании стеблей растений *Ch. angustissimum* является особенностью их анатомического строения. Внутренняя флоэма, наличие которой является диагностическим признаком сем. *Onagraceae* (Metcalfe, Chalk, 1950), смыкается с наружной флоэмой через листовые щели в единую систему и, по-видимому, выполняет у исследуемых растений основную функциональную нагрузку.

С характером развития листьев связана также и ширина сердцевины в стебле (Кондратьева-Мельвиль, 1950, 1979; Валиханов, 1964; Борисовская, 1971; Василевская и др., 1973, и др.). В надземной части стебля, несущего листья срединной формации, сердцевина более широкая, чем в подземной части, и содержит большее число клеток по диаметру (что связано с делением клеток в перимедуллярной зоне). Например, в побегах *Ch. angustifolium*, имеющих длинную подземную часть, по диаметру сердцевины в основании подземной части побега насчитывается 37 клеток, а в средней части побега (надземной) — 90.

В ходе развития побега в стебле первичная флоэма превращается в одревесневшую механическую ткань, частично разрушаются вторичные ткани, а также усиливается одревеснение паренхимы ксилемы и образуется перидерма (рис. 3, *А*, *Б*). Эти процессы в основном связаны с прекращением роста листьев и их отмиранием и начинаются до перехода побега к цветению. Во время цветения и плодоношения структурные изменения в стебле усиливаются (рис. 3, *А*, *Б*). У *Ch. angustissimum* они происходят быстрее и сильнее выражены, что связано с более ранним по сравнению с *Ch. angustifolium* прекращением роста листьев. Для побегов многолетнего куста *Ch. angustissimum* характерно образование перидермы в паренхиме вторичной флоэмы по всей длине в отличие от побегов *Ch. angustifolium*, где перидерма образуется только до средней части побега. При этом у *Ch. angustissimum* перидерма обнажается до средней части стебля (в результате слущивания первичной коры), а у *Ch. angustifolium* — только в его нижней части. Эти различия, по-видимому, также связаны с разной продолжительностью роста листьев. У *Ch. angustifolium* срединные листья растут дольше, чем у *Ch. angustissimum*. Ко времени прекращения роста листьев клетки паренхимы вторичной флоэмы теряют способность к делению, что делает невозможным дальнейшее образование перидермы вверх по стеблю.

У многолетних растений обоих видов различно и строение подземных органов. Прежде всего различаются по строению корневые системы. У растений *Ch. angustifolium* в первый год жизни только начинается отмирание главного корня и он слабо выражен, у многолетних растений главный корень уже полностью отсутствует. Скелет корневой системы составлен мощными горизонтальными придаточными корнями, расположенными в почве в несколько ярусов, вертикальными и дуговидно изогнутыми корнями (рис. 1, *А*). Таким образом, в ходе онтогенеза формируется кистекорневая, широкопростертая, универсальная, корнеотпрысковая корневая система.

Однако существуют другие точки зрения на характер строения корневой системы *Ch. angustifolium*. Корневую систему многолетних растений называют стержневой многоосевой ветвистой (Голубев, 1962), стержневой с широко распространенными горизонтальными поверхностными корнями (Myerscough, Whitehead, 1966), стержневой (Данилов, 1938; указывает на наличие стержневого корня в свежих песчаных почвах). Подобная характеристика корневой системы растений *Ch. angustifolium*, образующих обширные куртины, в которых часть корневой системы можно принять за корневую систему всего растения, вполне объяснима. Об аналогичных случаях писал Г. И. Высоцкий (1915 : 1336): «. . . при выкапывании некоторых корнеотпрысковых трав получается впечатление, что они принадлежат к стержнекорневым, так как стебель прямо переходит в отвесный стержневой корень». Это может быть связано с двумя причинами — либо вертикальный придаточный корень образуется в основании корневого отпрыска (см. рис. 6), либо корневой отпрыск образуется на придаточном скелетном корне, изогнутом под острым углом к поверхности почвы. Изгиб корня происходит в результате изменения направления его роста — корень сначала растет под углом вверх, а достигнув поверхности почвы, изменяет направление роста на 90°. На верхней точке изгиба корня и образуется побег.

Развитие стержневых корней и стержневых корневых систем часто наблюдается у вегетативного потомства. Наиболее отчетливо это выражено при размножении растений специализированными структурами типа выводковых почек, состоящими из придаточной почки и стержневого придаточного корня (рис. 6). Стержневые корневые системы при размножении частями горизонтальных скелетных корней образуются только в том случае, если отделяется небольшая часть корня с корневым отпрыском, имеющим в основании стержневой корень. В ходе онтогенеза вегетативного потомства происходит изменение строения корневых систем; они становятся похожими на корневые системы материнских растений, образовавшихся семенным путем.

У *Ch. angustissimum* основной биоморфологический тип корневой системы — стержневая корневая система с главным корнем, максимально разветвленным в верхней и нижней частях (рис. 1, *Б*). Однако в разных почвенно-климатических и биоценотических условиях изменяется динамика сезонных и возрастных процессов в корневой системе, меняются мощность ветвления боковых скелетных корней и морфофункциональная специализация корней. Это приводит к изменению типа строения корневой системы (Водолазский, 1976а). У растений, произрастающих на осыпях, главный корень может повреждаться и отмирать; корневая система при этом состоит из поверхностно расположенных боковых скелетных корней. На горных склонах с близким расположением коренных пород главный корень растет в почве вверх по склону и теряется среди многочисленных боковых корней. Корневые системы таких растений не имеют вида стержневых. Подобное явление отмечается и у других растений гор (Стешенко, 1969). У некоторых растений *Ch. angustissimum* в систему подземных органов входят плагиотропные корневища, представляющие собой пазушные или придаточные побеги. На осыпях корневища образуются из побегов, засыпанных почвой. Корневища нарастают в почве симподиально в течение нескольких лет, давая на поверхность множество побегов. В основании побегов могут возникать вертикальные придаточные корни, которые после отделения соответствующего участка корневища от материнского растения служат основой для развития мощной стержневой корневой системы (стержневой корень при этом является придаточным по происхождению). Растения с плагиотропными корневищами составляют группу корневищно-стержнекорневых растений, а при отсутствии стержневого корня — корневищно-ползучих. Иногда боковые или придаточные скелетные корни верхнего яруса ветвления становятся корнями вегетативного возобновления; корневая система при этом может характеризоваться как стержневая корнеотпрысковая.

В систему подземных органов растений обоих видов входят такие сложные образования, как каудексы. Мы считаем, что каудексы формируются не только у стержнекорневых растений. У корнеотпрысковых, к которым относится и *Ch. angustifolium*, каудексов может быть много и они могут различаться мощностью, составом и характером развития. При этом доля участия побега и корня в образовании каудекса неодинакова. Однако в любом случае каудекс представляет собой единую структуру, включающую часть побеговой и корневой систем растения. В анатомическом строении каудекса наблюдается полярность — в верхней части оно приближается к строению побега, в нижней — к строению корня.

Куст *Ch. angustissimum* имеет один каудекс, но в зависимости от условий произрастания у разных растений формируется либо ветвистый, либо компактный каудекс (рис. 4, *Б*, *а*, *б*). У растений осыпей формируются сложные каудексы, состоящие из ветвистой части и нескольких компактных. Ветвистая часть находится в «теле» осыпи, а компактные части располагаются на поверхности. Формирование таких каудексов идет в течение нескольких лет. В первые 3—5 лет образуется ветвистая часть (почки возобновления при этом находятся в теле осыпи), в последующем на каждой из ветвей образуются компактные части каудекса (почки возобновления при этом оказываются расположенными выше уровня почвы). Это приводит к изменению жизненной формы *Ch. angustissimum* от травянистого многолетника к полукустарничку травянистого

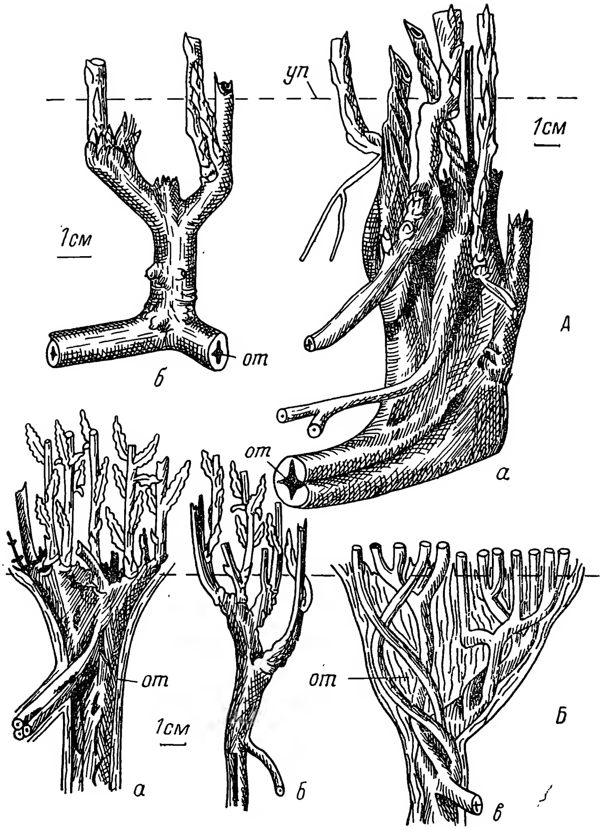


Рис. 4. Строение каудекса *Chamaenerion angustifolium* (*А*) и *Ch. angustissimum* (*Б*).

а — компактный каудекс; *б* — ветвистый каудекс; *в* — ветвистый каудекс, образовавшийся в результате партикуляции. *от* — отмершие ткани, *уп* — уровень почвы.

типа. В результате партикуляции компактный каудекс может преобразовываться в ветвистый, и наоборот (рис. 4, *Б*, *в*).

В куртине *Ch. angustifolium* каудексов много. Основные типы каудексов — ветвистые и компактные (рис. 4, *А*, *а*, *б*). В одних случаях каудекс начинает образовываться из основания корневого отпрыска и основания вертикального придаточного корня и включает в себя часть горизонтального скелетного придаточного корня. В других случаях каудекс образуется главным образом из основания корневого отпрыска и содержит лишь небольшую часть горизонтального скелетного корня (рис. 4, *А*, *б*). Анатомическое строение таких каудексов изменяется от стеблеподобного к корнеподобному (рис. 5, *А*, a_1, a_2).

В корневых системах растений обоих видов отчетливо выражена морфофункциональная специализация корней; она проявляется уже с первого года жизни растения и усиливается в дальнейшем. В корневой системе образуются эфемерные, всасывающие, проводящие и скелетные корни. Скелетные корни в соответствии с преобладающей функцией можно разделить на якорные и корни вегетативного возобновления. У *Ch. angustissimum* выделяются полускелетные корни, развивающиеся на каудексе. Полускелетные и боковые скелетные корни верхнего яруса ветвления у многолетнего растения *Ch. angustissimum* при резком изменении условий произрастания могут переходить в разряд корней вегетативного возобновления. В ходе развития растения тип корня и соотношение в корневой системе между корнями разных типов изменяются.

Анатомическое строение корней разнообразно в соответствии с их происхождением, функцией и положением в корневой системе. В пределах корневой системы первичное анатомическое строение корней варьирует от диархного до пентархного. Всасывающие корни имеют диархное строение и отличаются чрезвычайно слабо развитой первичной флоэмой. Полускелетные придаточные

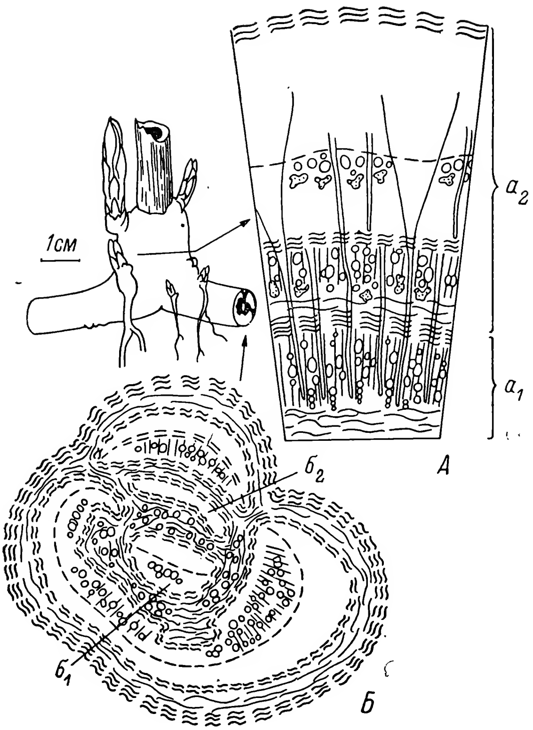


Рис. 5. Строение каудекса (*А*) и партикулирующего придаточного скелетного корня (*Б*) *Chamaenerion angustifolium*.

А — внешний вид и поперечный срез каудекса ($а_1$ — внутренний слой ксилемы, образовавшийся в основании корневого отпрыска до начала развития каудекса; $а_2$ — последующие слои вторичных тканей, образовавшиеся на второй и третий годы); *Б* — поперечный срез через скелетный придаточный корень ($б_1$ — инвертированная партикула, $б_2$ — изолированный участок паренхимы вторичной ксилемы). Обозначения тканей те же, что на рис. 3.

корни триархные и первичная флоэма в них развита хорошо. Первичное строение боковых скелетных корней, имеющих широкий конус нарастания, всегда триархное (Водолазский, 1976а).

Наибольшим разнообразием первичного строения отличаются придаточные корни, поэтому у *Ch. angustifolium* разнообразие первичного строения корней больше, чем у *Ch. angustissimum*, основу корневой системы которого составляют боковые корни. E. Moss (1936) указывает, что корни в корневой системе *Ch. angustifolium* тетрархные или пентархные с паренхимой в центре или без нее. Анатомическое строение корней зависит от характера их заложения и определяется, в частности, шириной радиального луча, в камбии которого возникает корневой зачаток (Эсау, 1969; Баранов, Румянцева, 1972; Кондратьева-Мельвиль, Водолазский, 1976). В более широких радиальных лучах возникают тетрархные и пентархные корни, в более узких — диархные и триархные. Замечено, что во время развития придаточного корня (так же, как и во время развития придаточной почки) происходит расширение радиального луча. Скелетные придаточные корни вегетативного возобновления всегда имеют много групп первичной ксилемы и хорошо развитую центральную паренхиму по всей длине корня. Скелетные якорные корни триархные или тетрархные, центральная паренхима в них может быть развита слабо. Анатомическое строение по длине корня нередко изменяется, что часто связано с его симподиальным нарастанием (рис. 6). В этом случае многолетний корень, состоящий из осей разного порядка (и даже разного происхождения), выглядит морфологически цельным; граница между корнями разных порядков ветвления сглаживается в результате вторичного роста и отмирания периферических тканей.

Разнообразие в анатомическом строении корней в корневой системе одного растения противоречит широко распространенному представлению о консервативности структуры корня.

Общим для вторичного строения корней растений обоих видов являются преимущественное образование флоэмы, обилие лубяной и древесинной паренхимы, слабое одревеснение. Образование внутренней перидермы и включенной флоэмы в ксилеме (Moss, 1936; Раздорский, 1949; Кондратьева-Мельвиль, 1957; Водолазский, 1976б) является отличительной особенностью скелетных корней. Эти анатомические признаки, по-видимому, обусловлены мощным развитием побегов и длительным периодом вегетации растений.

Различия во вторичном строении корней в пределах корневой системы растения сводятся к неодинаковой ширине прироста ксилемы и флоэмы, разному количеству проводящих элементов и их расположению в слое прироста, а также к разной степени одревеснения и наличию или отсутствию включенной флоэмы и внутренней перидермы.

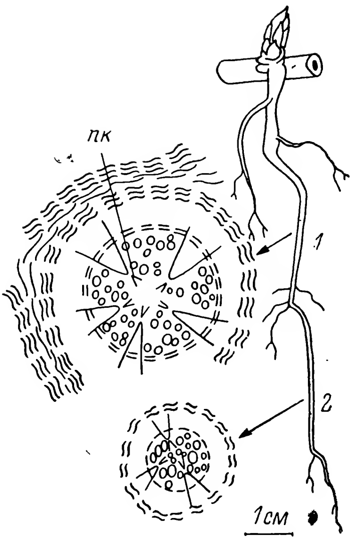


Рис. 6. Изменение первичного анатомического строения по длине придаточного стержневого корня *Chamaenerion angustifolium* при симподиальном нарастании.

1 — ось первого порядка, *2* — ось второго порядка. *пк* — первичная ксилема; обозначения тканей, как на рис. 3.

Изучение анатомического строения разных корней у растений обоих видов в течение вегетационного периода позволило проследить связь гистогенеза в корне с развитием побегов. В начальный период роста побега (когда он несет только низовые листья) камбий в корне образует паренхиму, причем в основном лубяную (рис. 7, *А*). В дальнейшем, когда начинается рост срединных листьев, прирост ксилемы и флоэмы значительно увеличивается и образуются сосуды и ситовидные трубки (рис. 7, *Б*). В это же время из производных камбия, которые образуются в начальный период роста побега (рис. 7, *А*, *а*), начинается дифференциация включенной флоэмы (рис. 7, *Б*). Этот процесс идет одновременно с дифференциацией внутренней флоэмы в побеге и под непосредственным влиянием развивающегося побега. Так, в скелетных корнях вегетативного возобновления *Ch. angustifolium*, на которых корневые отпрыски расположены равномерно, включенная флоэма образуется по всей длине корня и в большом количестве. В вертикальных же якорных корнях, расположенных около корневых отпрысков, число групп включенной флоэмы быстро убывает по длине корня. Такое же явление наблюдается и у *Ch. angustissimum*, где включенная флоэма хорошо развита на некотором протяжении главного корня и в скелетных корнях верхнего яруса ветвления. Включенная и наружная флоэма корня образуют с внутренней и наружной флоэмой побега единую систему, что обеспечивает накопление запасных питательных веществ в корне и быструю их утилизацию (Bonnemein, 1969).

Во время цветения и особенно плодоношения деятельность камбия в корне снижается, но не столь сильно, как в побеге, ее характер изменяется и образуется в основном древесинная паренхима (рис. 7, *В*, $в_1$).

Большая паренхиматизация корней, слабое одревеснение паренхимы вторичной ксилемы и высокая активность камбия в корнях растений обоих видов благоприятствуют образованию придаточных почек. У *Ch. angustissimum* придаточные почки камбиального происхождения, у *Ch. angustifolium* они могут возникать и в других тканях (Beijerink, 1887; Pristley, Swingle, 1929; Emery, 1955; Кондратьева-Мельвиль, 1957). Образование придаточных почек происходит при механическом повреждении корней и в связи с процессами отмирания тканей корня у растений обоих видов. Эти процессы приводят к дезинтеграции клеточных систем, что предшествует и способствует образованию, в частности, придаточных структур (Токин, 1969; Юсуфов, 1972, и др.), в данном случае придаточных почек. У растений обоих видов придаточные почки, закладывающиеся в камбии толстых скелетных корней и каудексов, могут расти не только центробежно, но и центростремительно. При этом они прорывают ткани вторичной ксилемы и выходят из корня в центральной части, занятой отмершими, разрушенными тканями. У *Ch. angustissimum* это предотвращает чрезмерное разрастание куста в стороны и полное отмирание его центральной части.

Отмирание побега после плодоношения сопровождается отмиранием по его следу тканей корня, что является структурной предпосылкой партикуляции (Радкевич, 1928; Василевская, 1940; Козлова, 1953, и др.). Анатомической предпосылкой партикуляции являются образование большого количества паренхимы в тканях корня, наличие широких радиальных лучей, слабое одревеснение (Радкевич, 1928, и др.). Образование партикул происходит в результате соединения наружной и внутренней перидермы по радиальным лучам,

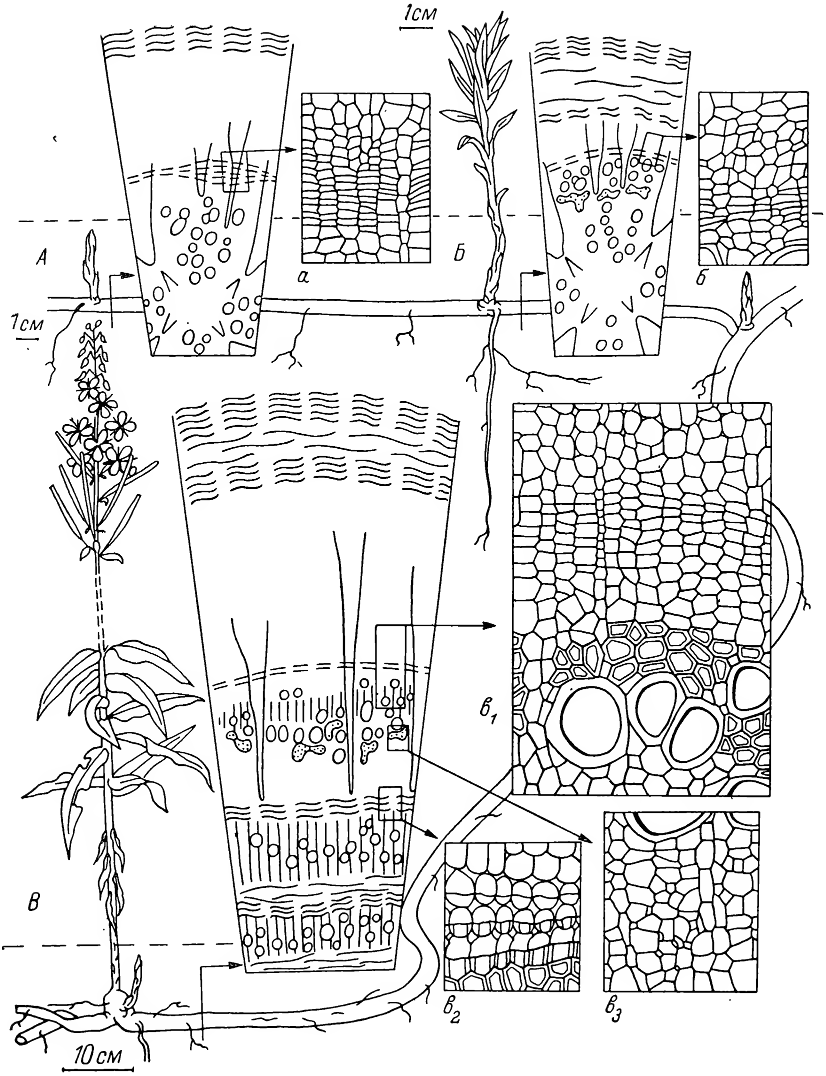


Рис. 7. Изменение анатомического строения скелетного корня вегетативного возобновления *Chamaenerion angustifolium* в связи с развитием корневого отпрыска.

А — начало роста корневого отпрыска (*а* — участок камбиальной зоны с недифференцированными производными), *Б* — корневой отпрыск в период вегетативного развития (*б* — участок вторичной флоэмы), *В* — корневой отпрыск в период цветения и плодоношения ($в_1$ — участок вторичной флоэмы, ксилемы и камбиальной зоны; $в_2$ — внутренняя перидерма; $в_3$ — участок включенной флоэмы в ксилеме). Обозначения тканей, как на рис. 3 и 6.

на что указывал еще L. Jost (1890). Каждая партикула представляет собой билатерально-симметричную проводящую единицу (рис. 5, *Б*). В ее состав входят древесина и флоэма. Нередко образуются инвертированные партикулы, в которых флоэма расположена ближе к центру корня, а ксилема — ближе к периферии (рис. 5, *Б*, $б_1$). Образование таких партикул происходит в результате изоляции внутренней перидермой участка паренхимы вторичной ксилемы (рис. 5, *Б*, $б_2$) и возникновения в дальнейшем в паренхиме камбия, который и откладывает элементы флоэмы внутрь, а ксилемы — наружу. Наличие большого количества паренхимы в ксилеме и возможность возникновения в ней камбия создают условия для замыкания камбия билатерально-симметричной партикулы в кольцо, в результате чего партикула становится радиально-симметричной. При этом в центре партикулы могут располагаться либо сосуды вторичной ксилемы (сосуды первичной ксилемы отсутствуют), либо древесинная паренхима (по топографии она напоминает центральную паренхиму скелетных придаточных корней) (рис. 8, *А*—*В*). Это явление характерно, в ча-

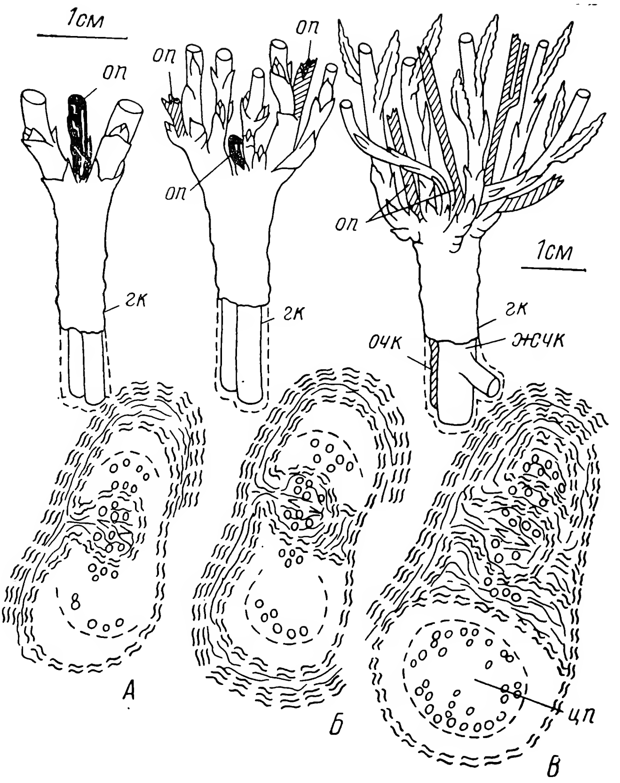


Рис. 8. Партикуляция главного корня *Chamaenerion angustissimum*.

А — двулетнее растение, *Б* — трехлетнее, *В* — пятилетнее. *оп* — отмерший побег, *гк* — главный корень, *очк* — отмершая часть корня, *жчк* — живая часть корня, *цп* — центральная паренхима. Условные обозначения тканей, как на рис. 3. *Штриховыми линиями* обозначена удаленная часть отмерших тканей главного корня.

стности, для партикулирующего стержневого главного корня растений *Ch. angustissimum*. Полное разрушение отмерших тканей приводит к тому, что у многолетних растений мы обнаруживаем стержневой главный корень с паренхимой в центре как и во многих придаточных корнях. Таким образом, партикуляция вызывает существенную перестройку внутренней структуры корня, что создает трудности при определении происхождения корня.

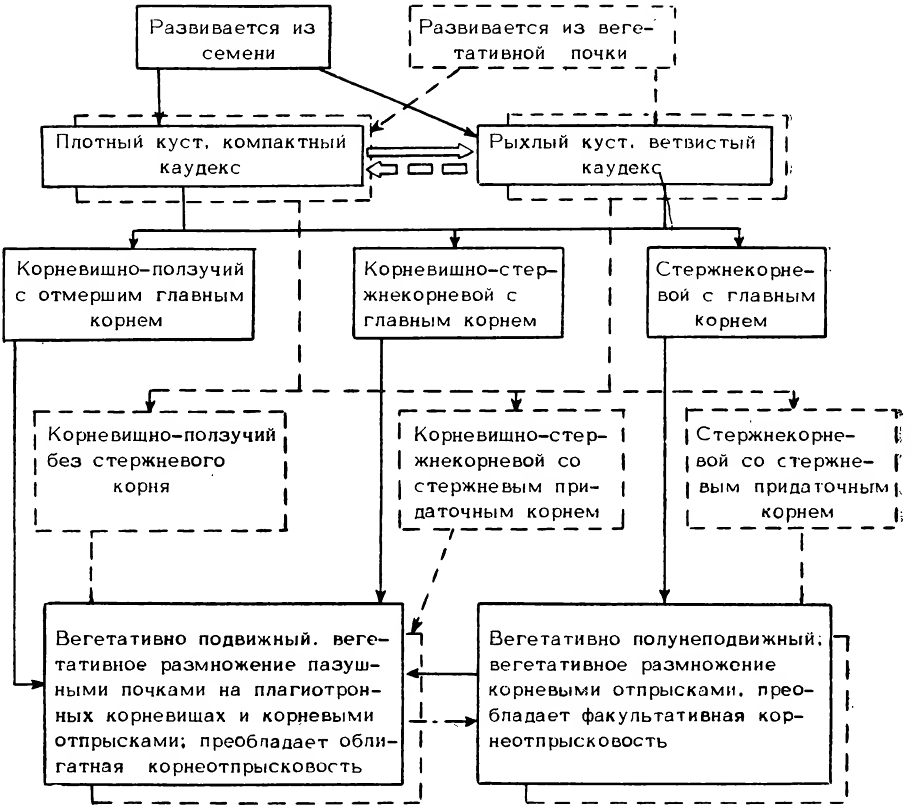
Степень партикуляции зависит от соотношения процессов отмирания и возобновления, экологических условий и возраста растения. Партикуляция у *Ch. angustifolium* выражена слабо в связи с образованием на корнях большого числа придаточных почек, подавляющих процессы отмирания. Это связано и с тем, что процессы отмирания в куртине рассредоточены на большом пространстве. Партикуляция у растений *Ch. angustifolium*, произрастающих в горах Северного Кавказа, выражена сильнее, чем у растений Ленинградской обл., и начинается в онтогенезе раньше. У *Ch. angustissimum* партикуляция выражена сильнее. Это связано с образованием компактного куста со множеством побегов, имеющих мощные следы в корне, и небольшим количеством придаточных почек. Длительная и интенсивная партикуляция в конечном итоге приводит к отмиранию растения. С этим отчасти связана меньшая продолжительность жизни *Ch. angustissimum*, по сравнению с *Ch. angustifolium*. Различная степень партикуляции растений обоих видов является следствием структурных и биологических особенностей их жизненных форм и может служить для их характеристики.

Учитывая способ возобновления растения (семенное или вегетативное), тип строения подземных и надземных органов, степень вегетативного размножения и партикуляции, можно детализировать характеристику жизненной формы. Приведем такую характеристику для полукустарничка травянистого типа *Ch. angustissimum* (см. с. 46).[1]

Комбинируя перечисленные признаки, можно дать более полное определение растения. Например, *Ch. angustissimum*, развивающийся из семени, — полукустарничек травянистого типа с плотным кустом и компактным каудексом, стержнекорневой с главным корнем, вегетативно полунеподвижный; развивающийся из вегетативной почки — полукустарничек травянистого типа с рыхлым кустом и ветвистым каудексом, образовавшимся в результате партикуляции, корневищно-ползучий с неразвившимся стержневым придаточным корнем, вегетативно подвижный.

---

[1] Сплошными стрелками показана структура растения, развивающегося из семени; штриховыми — структура растения, развивающегося из вегетативной почки. Двойными стрелками показано изменение строения каудекса и куста под влиянием партикуляции.


Развивается из семени
Развивается из вегетативной почки
Плотный куст, компактный каудекс
Рыхлый куст, ветвистый каудекс
Корневищно-ползучий с отмершим главным корнем
Корневищно-стержнекорневой с главным корнем
Стержнекорневой с главным корнем
Корневищно-ползучий без стержневого корня
Корневищно-стержнекорневой со стержневым придаточным корнем
Стержнекорневой со стержневым придаточным корнем
Вегетативно подвижный, вегетативное размножение пазушными почками на плагиотропных корневищах и корневыми отпрысками; преобладает облигатная корнеотпрысковость
Вегетативно полунеподвижный; вегетативное размножение корневыми отпрысками, преобладает факультативная корнеотпрысковость

Таким образом, изучение растений обоих видов в онтогенезе показывает, что жизненная форма *Ch. angustifolium* (корнеотпрысковый травянистый многолетник) проявляется с первого года жизни растения, а жизненная форма *Ch. angustissimum* (полукустарничек травянистого типа) проявляется либо с первого года, либо проходит стадию травянистого многолетника. Корневая система растений *Ch. angustifolium* в отличие от *Ch. angustissimum* в морфологическом отношении остается довольно однотипной независимо от условий существования.

Изучение морфогенеза *Ch. angustifolium* и *Ch. angustissimum* выявило корреляции в развитии анатомического и морфологического строения и взаимосвязь в развитии надземных и подземных органов и их частей. Образование многочисленных густо олиственных побегов и длительный период вегетации растений определяют такие характеристики корней, как высокая активность камбия, широкий прирост наружной флоэмы, образование многочисленных групп включенной флоэмы, слабое одревеснение паренхимы ксилемы, образование внутренней перидермы. Влияние побегов на структуру корней выражается в различии анатомического строения по длине одного корня и в корнях разной морфофункциональной специализации — изменении числа групп первичной ксилемы, объема центральной паренхимы, активности камбия, отмирания тканей и пр.

Взаимосвязь в развитии надземных и подземных органов, анатомия заложения почек возобновления определяют различия в сложении почек, их емкости, анатомическом строении оси. Различия в строении почек возобновления определяют морфологические и анатомические различия развившихся из них побегов и их фенологию.

Взаимосвязь в развитии органов растений характеризует их как целостные организмы. Однако в куртине *Ch. angustifolium* отдельные ее части функционируют как самостоятельные особи; их относительная степень свободы в системе целого близка к максимальной, т. е. целостность *Ch. angustifolium* как растительного индивида в отличие от *Ch. angustissimum* невелика. Этим отчасти объясняется легкость вегетативного размножения *Ch. angustifolium*. В ходе онтогенеза степень целостности растений *Ch. angustifolium* в связи с интенсивным вегетативным размножением то уменьшается, то возрастает. Степень целостности растений *Ch. angustissimum* в онтогенезе постоянно уменьшается.

В заключение выражаю глубокую благодарность Е. А. Кондратьевой-Мельвиль за ценные советы и замечания при выполнении этой работы.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов М. П., Румянцева Л. Н. (1972). Особенности анатомического строения придаточных корней некоторых травянистых двудольных. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9, 2. — Берко И. Н. (1963). Некоторые эколого-биологические особенности иван-чая узколистного (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.) на разных высотах над уровнем моря на Черногорье. УБЖ, 20, 5. — Борисовская Г. М. (1971). Формирование листовых органов и их роль в развитии побега древесных растений. Автореф. канд. дис. Л. — Валиханов М. (1964). Морфологическое и анатомическое строение травянистого многолетника *Rhaponticum cartamoides* (Willd.) Jlijn в его онтогенезе. Автореф. канд. дис. Л. — Василевская В. К. (1940). Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 14, 6. — Василевская В. К., Баранов М. П., Борисовская Г. М. (1973). Строение розеточного растения *Plantago major* L. в первый год жизни. Бот. ж., 58, 1. — Водолазский Л. Е. (1976а). Развитие корневой системы и строение корней полукустарника *Chamaenerion angustissimum* (Hausskn.) Sosn. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3, 1. — Водолазский Л. Е. (1976б). О развитии наружной и внутренней перидермы в корнях *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. Деп. ВИНИТИ 28.09.76, № 3443-76. — Водолазский Л. Е. (1979). О разнообразии придаточных почек и побегов у корнеотпрыскового травянистого многолетника *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. Бот. ж., 64, 5. — Волкова Н. И. (1971). К вопросу о кипрейниках ельников Терской Ала-Тоо. Тр. Киргиз. гос. унив., сер. биол. наук (ботаника). — Высоцкий Г. И. (1915). Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. Бюро по прикл. бот., 8, 10—11. — Голубев В. Н. (1962). Основы биоморфологии травянистых растений лесостепи. Тр. Центр.-чернозем. гос. зап., 7. — Голубев В. Н. (1968). О морфогенезе моноподиальных полукустарничков крымской яйлы. Бюл. МОИП, отд. биол., 73, 4. — Данилов М. Д. (1938). Вегетативное и семенное размножение Иван-чая. Природа, 3. — Ибраева Г. Б. (1969). Морфологическое и анатомическое строение культурного (*Lactuca sativa* L.) и дикого (*Lactuca serriola* Torner) салата в его онтогенезе. Автореф. канд. дис. Л. — Козлова Н. А. (1953). Анатомо-экологическая характеристика полукустарничков восточного Крыма. Бот. ж., 38, 4. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1950). Структурные процессы, происходящие при выщипывании веток у томатов. Тр. Лен. общ. естествоисп., 70, 3. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1956). О строении проводящей системы стебля травянистых двудольных. Бот. ж., 42, 9. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1957). Образование корневых отпрысков у некоторых травянистых двудольных. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3, 1. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1979). Развитие структуры в онтогенезе однолетних двудольных растений. Тр. Лен. общ. естествоисп., 74, 3. — Кондратьева-Мельвиль Е. А., Водолазский Л. Е. (1976). О взаимосвязи в развитии корневой системы и надземной части растения. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9, 2. — Корелина А. А. (1959). Кипрейно-паловые вырубки в Кванзорском лесничестве. В кн.: Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск. — Радкевич О. Н. (1928). Соотношение мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Ср. Азии. Изв. Гл. бот. сада, 27. — Раздорский В. Ф. (1949). Анатомия растений. М., Советская наука. — Рачковская Е. И. (1957). К биологии пустынных полукустарничков. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. III (геобот.), 11. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. М., Советская наука. — Серебряков И. Г. (1955). Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюл. МОИП, отд. биол., 60, 3. — Стешенко А. П. (1969). Особенности строения подземных органов растений предельных высот произрастания на Памире. В кн.: Проблемы ботаники, 7, Л. — Токин Б. П. (1969). Регенерация и соматический эмбриогенез. Л., ЛГУ. — Шубина Л. Н. (1958). Взаимоотношение отмирания и возобновления органов и тканей у деревьев-полукустарников в среднеазиатских условиях. Узб. биол. ж., 2. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. М., Мир. — Юсуфов А. Г. (1972). Целостность и способность к регенерации у растений. Бот. ж., 57, 12. — Beijerink M. W. (1887). Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Amsterdam. — Bonnemein J. L. (1969). Le phloème interne et le phloème inclus des Dicotylédones. Leur histogénèse et leur physiologie. Rev. gen. Bot., 76. — Böcher Tyge W. (1962). A cytological and morphological study of the species hybrid *Ch. angustifolium*×*Ch. latifolium*. Særtryc bot. tidsskr., 58.— Emery A. E. H. (1955). The formation of buds on the roots of *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. Phytomorphology, 5, 1—3. — Jost L. (1890). Die Zerklüftungen einiger Rhizome und Wurzeln. Bot. Zeit., 48, 28. — Myerscough P. J., Whitehead F. H. (1966). Comparative biology of *Tussilago farfàra* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Epilobium montanum* L. and *Epilobium adenocaulon* Hausskn. I. General biology and germination. New Phytol., 65, 2. — Metcalfe C. R., Chalk L. (1950). Anatomy of the Dicotyledons. Oxford. — Moss E. H. (1936). The ecology of *Epilobium angustifolium* with particular refe-

rence to ring of periderm in the wood. Amer. J. Bot., 23. — Pristley J. H., Swingle C. F. (1929). Vegetative propagation from the standpoint of plant anatomy. Tech. Bul. U. S. Dep. Agric., 151.

Ленинградский государственный университет. Получено 24 VII 1979.

SUMMARY

The interrelations in the development of morphological and anatomical structure of the subground and underground plant organs and their parts has been revealed. The primary and secondary anatomical structures of different morphofunctional specialization varies within the root system of *Chamaenerion angustifolium* and *Ch. angustissimum*. Specific features of secondary anatomical root structure — wide growth of outer phloem, formation of the embedded phloem and layers of inner periderm in the xylem, weak lignification of the xylem parenchyma — are connected with the development of shoots.

During the first year show the differences in the degree of dying of shoots and in the morphogenesis of root systems, which subsequently determine differences in the character of shoot regeneration, the formation of caudex, the degree of particulation and vegetative reproduction in the herbaceous perennial *Ch. angustifolium* and the subshrub *Ch. angustissimum*.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.84 : 576.314 : 582.475

Л. И. Орел, Е. А. Голубева

АЦЕТОЛИЗОУСТОЙЧИВАЯ ОБОЛОЧКА ТАПЕТАЛЬНЫХ КЛЕТОК МИКРОСПОРОФИЛЛОВ *PINUS SYLVESTRIS (PINACEAE)*

L. I. ORYOL, E. A. GOLUBEVA. THE ACETOLYSIS-RESISTANT WALL OF TAPETAL CELLS IN SPOROPHYLLS OF *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

Описана ультраструктура ацетолизоустойчивой (спорополлениновой) оболочки тапетальных клеток микроспорангиев *Pinus sylvestris* в момент завершения ее формирования, а также после лизиса цитоплазмы тапетальных клеток в высохших микроспорофиллах. Ацетолизоустойчивая оболочка окружает тапетальную клетку со всех сторон. Ультраструктура наружной и внутренней тангентальных и радиальных сторон этой оболочки различна. Орбикулы входят в состав ацетолизоустойчивой оболочки. Присутствие спорополлениновой оболочки до конца онтогенеза микроспорофилла делает невозможным образование амебоидного тапетума. Появление признаков амебоидного тапетума в микроспорангиях *P. sylvestris* связано с артефактом фиксации.

Присутствие мелких гранул на внутренней тангентальной клеточной стенке тапетума пыльников растений описано впервые Ф. Розановым (Rosanoff, 1865). Затем G. Ubisch (1927) и L. Kosmath (1927) независимо друг от друга описали такие же тела, которые стали называть телами Убиша, а позже — орбикулами (Erdtman et al., 1961). Было выяснено, что при воздействии серной кислотой, сафранином, суданом эти тела дают реакцию, сходную с реакцией экзины. Kosmath (1927) на рисунке, помещенном в статье, показала объединение пластинок в единый кутинизированный слой, находящийся на внутренней тангентальной стенке. Затем были описаны «зернышки», расположенные на внутренней поверхности наружных стенок тапетума у *Gnetum gnemon* (Carniel, 1966) и на внутренней тангентальной стенке у представителей рода *Oxalis* (Carniel, 1968). K. Carniel отметил также, что зернышки окрашиваются одинаково с экзиной. На основании проведенных реакций он сделал заключение о спорополлениновой природе зернышек и подчеркнул, что они образуются под клеточной оболочкой. После работы U. Banerjee (1967), выполненной на злаках с использованием электронной микроскопии и метода снятия реплик, стало очевидным, что тела Убиша, или орбикулы, тапетальных клеток находятся в соединении с сетчатым и сближенным с ним продырявленным слоем. Это образование названо Banerjee тапетальной мембраной. По Banerjee, она ограничивает полость пыльцевого гнезда.

J. Pettitte (1966) исследовал тапетальные клетки ряда голосемянных (*Ginkgo*, *Encephalartos villosus* и *Taxus baccata*) после окрашивания их суданом и после ацетолиза. При рассматривании тапетальных клеток в плане он обнаружил тонкий слой, покрывающий оболочки, и суданофильные капли, которые располагались вдоль оболочки. H. Dickinson (1970), цитируя работу Pettitte (1966), подчеркнул, что он у голосемянных, а J. Heslop-Harrison (1969) у представителей сем. *Compositae* отметили ацетолизоустойчивую мембрану, ограничивающую пыльцевое гнездо.

У *Pinus banksiana*, кроме орбикул, описана ацетолизоустойчивая перитапетальная мембрана, обнаруженная на наружной стороне тапетальных клеток (Dickinson, 1970, 1976; Dickinson, Bell, 1976). У *P. sylvestris* наряду с орбикулами выявлены спорополлениновая ламелла, занимающая $^1/_3$ абаксиальной клеточной поверхности тапетальной клетки, и ламелла, имеющая v-образную форму в антиклинальном пространстве между тапетальными клетками вблизи абаксиальной поверхности клетки (Walles, Rowley, 1979). Тапетум микроспорангиев *P. sylvestris* классифицирован как амебоидный (Козубов, 1972; Козубов, Кордюм, 1978; Walles, Rowley, 1979).

Еще со времени работы Kosmath (1927) стало известно, что у амебоидного тапетума отсутствуют орбикулы. Это подтвердила и G. Davis (1967). При электронномикроскопическом исследовании четырех видов сложноцветных и одного вида мальвовых (Heslop-Harrison, 1969; Gupta, Nanda, 1972), имеющих амебоидный тапетум, была обнаружена ацетолизоустойчивая перитапетальная мембрана только с наружной стороны тапетальных клеток.

И. Д. Романов описал новый для сем. *Poaceae* признак — однослойное расположение пыльцевых зерен в пыльнике и прикрепление экзиновых оболочек к орбикулам (Романов, 1970; Романов, Грабовская, 1973). Это было подтверждено работой, выполненной на сорго (Christensen, Horner, 1974). Спорополлениновое образование с орбикулами, находящееся на внутренней тангентальной стороне тапетальной клетки, Banerjee (1967) называл тапетальной мембраной, Романов (1970) — тапетальной пленкой. Также тапетальной пленкой первоначально была названа обнаруженная ацетолизоустойчивая оболочка, покрывающая каждую тапетальную клетку пыльников злаков *Hordeum vulgare* L., *Secale cereale* L., *Avena sativa* L. (Огородникова, 1976, 1977; Орел, Огородникова, 1978) и двух видов двудольных *Lycopersicon esculentum* Mill., *Beta vulgaris* L. (Москалева, Огородникова, 1977; Голубева, 1977). Затем был принят термин «ацетолизоустойчивая (спорополлениновая) тапетальная оболочка». Было высказано предположение, что формирование спорополлениновой оболочки в каждой тапетальной клетке пыльников свойственно многим видам покрытосемянных растений (Орел, 1977), поэтому особый интерес представило электронномикроскопическое исследование микроспорофиллов сосны как представителя голосемянных.

Материал и методика

Для электронномикроскопических исследований микроспорофиллы *Pinus sylvestris* L. фиксировали двумя способами: 1) 2.5% глутаральдегид с постфиксацией 2% раствором осмия, 2) 2.5% глутаральдегид с постфиксацией 1% раствором осмия в 0.5% хромовой кислоте.

Далее материал обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации и ацетоне и заливали в аралдит.

Созревшие растрескавшиеся микроспорофиллы *P. sylvestris*, минуя фиксацию, были помещены в спирты 70 и 96°, затем в ацетон и залиты в аралдит.

Для выделения ацетолизоустойчивой оболочки тапетальных клеток была применена методика, использованная ранее для злаков (Романов, Грабовская, 1973). Нефиксированные микроспорофиллы *P. sylvestris* и микроспорофиллы, фиксированные по Г. А. Левитскому (1976) — 3 части 10% формалина и 7 частей 1% хромовой кислоты, обрабатывали концентрированной серной кислотой в течение 5 суток. Часть микроспорангиев после ацетолиза монтировали на сеточки для просмотра под электронным микроскопом. Другую часть микроспорангиев после обезвоживания в спирте или ацетоне заливали в эпоксидную смолу и получали поперечные срезы.

Ультрасрезы приготовляли на микротоме LKB и окрашивали в 2% спиртовом растворе уранилацетата, затем цитратом свинца.

Результаты исследования

Микроспорангии *P. sylvestris* в период образования одноядерного пыльцевого зерна, когда в клетках тапетума орбикулы были полностью сформированы, изучали несколькими способами. Были приготовлены ультратонкие поперечные срезы микроспорофиллов, фиксированных различными растворами, а также поперечные срезы фиксированных, а затем ацетолизированных микроспорангиев. Кроме того, ацетолизированный микроспорангий рассматривался с поверхности под электронным микроскопом.

На поперечных срезах микроспорангия, после фиксации глутаральдегидом и осмием, в тапетуме с его наружной стороны виден относительно толстый электронноплотный слой. Он частично заходит на радиальные стенки и образует в этой части v-образную структуру (рис. 1 — см. вклейку). Срезы орбикул расположены по всей площади среза тапетальной клетки в зоне между пыльцевым зерном и наружной стороной тапетальной клетки (рис. 1 и 2). С внутренней стороны тапетальная клетка не ограничена ни плазмалеммой, ни клеточной оболочкой (рис. 1).

На поперечных срезах ацетолизированных пыльников без фиксации и ранее зафиксированных глутаральдегидом и осмием и залитых в аралдит выявляются только экзина пыльцевого зерна, наружная сторона ацетолизоустойчивой оболочки и орбикулы (рис. 2). Орбикулы лежат беспорядочно в промежутке между наружной оболочкой и экзиной.

Следующая партия микроспорофиллов была зафиксирована сначала в растворе глутаральдегида с последующей дофиксацией осмием, растворенным в хромовой кислоте. Этот способ обработки материала позволил сохранить целостность плазмалеммы и оболочек тапетальных клеток (рис. 3—7 — см. вклейки), строение которых меняется в зависимости от того, с какой стороны оболочка покрывает клетку. Со стороны среднего слоя, т. е. с наружной стороны, оболочка состоит из двух слоев: толстого гомогенного и тонкого фибриллярного (рис. 3, 6). При большом увеличении можно наблюдать, что волокна тонкого слоя соединяются с гомогенным слоем. Последний покрывает только наружную тангентальную сторону и частично заходит на радиальные стенки тапетальной клетки. Фибриллярный материал тонкого слоя сильно разрыхлен, вероятно, под действием фиксирующих жидкостей. Он располагается между плазмалеммой и гомогенным слоем на наружной стороне клетки, далее покрывает радиальные и внутреннюю тангентальную стенки. Орбикулы находятся с внутренней стороны тапетальной клетки и заходят на радиальные стенки (рис. 3, 4, 7). При большом увеличении (рис. 5) хорошо видно, что орбикулы окружены фибриллярным материалом тонкого слоя. Оболочка тапетальных клеток на радиальных стенках имеет такое же строение, как на внутренней и наружной тангентальных сторонах, за исключением срединного участка, представленного только фибриллярным материалом (рис. 4, 7).

Таким образом, рис. 3—5 и 7 свидетельствуют о сохранении клеточного состояния тапетальными клетками микроспорангия *P. sylvestris* и о фиксированном положении орбикул в клетке в период формирования одноядерного пыльцевого зерна.

После ацетолиза в микроспорангии остаются только ацетолизоустойчивые экзиновые оболочки пыльцевых зерен и оболочки тапетальных клеток. После удаления экзиновых оболочек можно рассматривать с поверхности весь комплекс оболочек тапетальных клеток. Под электронным микроскопом видны орбикулы, находящиеся в соединении с ацетолизоустойчивым материалом (рис. 8). Это соединение, вероятно, достаточно прочное, так как в серной кислоте орбикулы никогда не отваливаются. Поперечные срезы ацетолизированных микроспорангиев также свидетельствуют о фиксированном положении орбикул на внутренней тангентальной части оболочки и двухкомпонентности наружной части оболочки (рис. 9 — см. вклейку).

Фибриллярный материал, в который погружены орбикулы, особенно отчетливо виден в том случае, если ацетолизированный микроспорангий залить в желатину, а затем сделать относительно толстые срезы: каждая орбикула лежит как бы в капсуле из фибрилл. Ацетолизоустойчивый материал радиальных частей оболочек легко сминается в ходе подготовки микроспорофиллов для электронномикроскопического исследования. На некоторых срезах радиальная часть оболочки хорошо видна (рис. 10). Орбикулы остаются заключенными в фибриллярный материал оболочки также и в высохших микроспорофиллах, когда цитоплазма тапетальных клеток полностью дегенерировала (рис. 11, 12 — см. вклейку).

Обсуждение результатов

Фактический материал изложен таким образом, чтобы с доступной объективностью показать наличие ацетолизоустойчивой оболочки и ее ультраструктуру вокруг каждой тапетальной клетки микроспорангиев *P. sylvestris*. Орбикулы входят в состав спорополлениновой оболочки и остаются в ней вплоть до высыпания пыльцы из микроспорангиев и засыхания микроспорофиллов.

Ультраструктура радиальных и тангентальных сторон ацетолизоустойчивой оболочки различна. Наружная тангентальная часть состоит из двух компонентов — толстого электронноплотного и рыхлого — фибриллярного. Фибриллярный компонент расположен между гомогенным слоем и плазмалеммой. Гомогенный слой в местах соприкосновения наружной тангентальной и радиальной сторон на срезах имеет v-образную форму, описанную ранее Walles и Rowley (1979). Внутренняя тангентальная часть оболочки представлена орбикулами, заключенными в фибриллярную массу. Этот же фибриллярный материал составляет основу радиальных стенок, но уже без орбикул. Последние располагаются только на тех участках радиальных стенок, которые контактируют с полостью гнезда пыльника. Радиальная сторона оболочки, лишенная орбикул и гомогенного слоя, особенно часто сминается при ацетолизе и на срезах не всегда бывает хорошо видна. Настоящее исследование показало, что наряду с известным ранее ацетолизоустойчивым гомогенным компонентом в наружной тангентальной части оболочки тапетума формируется также ацетолизоустойчивый фибриллярный компонент, который окружает тапетальную клетку целиком. Вероятно, в процессе ацетолиза и заливки микроспорофиллов в эпоксидную смолу часть фибрилл вымывается, поэтому на поперечных срезах ацетолизированных микроспорангиев этот фибриллярный компонент имеет вид тонкой полоски, лежащей рядом с относительно толстым компонентом, в то время как на срезах неацетолизированных микроспорангиев фибриллы отчетливо видны.

Найденные нами экспериментальным путем способы подготовки микроспорофиллов *P. sylvestris* для электронномикроскопического исследования позволили выявить все компоненты ацетолизоустойчивой тапетальной оболочки, однако необходимо подчеркнуть, что эти способы обработки не являются оптимальными для исследования цитоплазмы тапетальных клеток.

Для сохранения структур цитоплазмы клеток тапетума микроспорангиев *P. sylvestris* необходимо искать новые способы фиксации и обработки материала, так как использование общепринятых способов приводило к нарушению структуры клеток тапетума. В процессе обработки разрывалась ацетолизоустойчивая оболочка, в состав которой у *P. sylvestris* входят и орбикулы. После повреждения этой оболочки исчезали границы цитоплазмы отдельных клеток, а орбикулы размещались по всей плоскости среза тапетальной клетки (рис. 1, 2). Эти артефакты и обусловили отнесение тапетума сосны обыкновенной к амебоидному типу (Козубов, 1972; Козубов, Кордюм, 1978; Walles, Rowley, 1979). Ранее было известно положение, высказанное Kosmath (1927), об отсутствии тел Убиша в пыльниках с амебоидным тапетумом.

К настоящему времени накапливается фактический материал, свидетельствующий о том, что орбикулы, по-видимому, всегда соединены со спорополлениновой оболочкой и поэтому в норме едва ли возможно их освобождение в полость пыльцевого гнезда (Banerjee, 1967; Carniel, 1968; Романов, 1970; Романов, Грабовская, 1973). О сохранении орбикулами исходного положения свидетельствуют микрофотографии внутренней поверхности тапетума пыльника сорго, выполненные с помощью сканирующего электронного микроскопа (Christensen et al., 1972; Christensen, Horner, 1974). Фибриллярный материал вокруг зрелых орбикул описан в пыльниках лилии (Reznicova et al., 1980). Установленный нами факт вхождения орбикул в состав спорополлениновой оболочки подтверждается результатами исследований поверхности комплексов спорополлениновых оболочек после ацетолиза пыльников ряда однодольных и двудольных растений (Огородникова, 1976; Голубева, 1977; Москалева, Огородникова, 1977; Орел, Огородникова, 1978). У сосны обыкновенной также обнаружено фиксированное положение орбикул внутри ацетолизоустойчивой оболочки.

В пыльниках *Tradescantia bracteata* и *Helianthus annuus* с типичным амебоидным тапетумом цитоплазма тапетальных клеток до стадии формирования пыльцевого зерна с одной крупной вакуолей не дегенерирует (Mepham, Lane, 1969; Horner, Pearson, 1978). На рис. 43 в статье H. Horner и C. Pearson (1978) четко видна плазмалемма амебоидного тапетума в непосредственной близости к экзине пыльцевого зерна. В тапетуме отчетливо видны рибосомы, митохондрии, эндоплазматический ретикулум и вакуоли. Эти картины свидетельствуют о высокой активности цитоплазмы амебоидного тапетума в момент формирования пыльцевого зерна. На более поздних фазах развития пыльника начинается дезинтеграция цитоплазмы. У сложноцветных, тапетум которых также амебоидный, спорополлениновая мембрана образуется только с наружной стороны тапетальных клеток, орбикулы не формируются (Heslop-Harrison, 1969; Gupta, Nanda, 1972). К настоящему времени нет единой точки зрения на то, какой из двух типов тапетума — секреторный или амебоидный — является исходным, более примитивным, и какой вторичным, производным.

Результаты изучения образования ацетолизоустойчивой (спорополлениновой) оболочки в тапетальных клетках пыльников *Beta vulgaris* с фертильной пыльцой и со стерильной пыльцой (при цитоплазматической мужской стерильности) позволили однозначно ответить на этот вопрос по крайней мере для данного конкретного случая. Амебоидный тапетум вторичен по отношению к секреторному тапетуму. Формирование амебоидного тапетума в пыльниках растений сахарной свеклы с цитоплазматической мужской стерильностью впервые описал F. Artschwager (1947), затем H. Nakashima (1975) отметил отсутствие орбикул в тапетуме стерильных пыльников.

Исследование пыльников *B. vulgaris* при цитоплазматической мужской стерильности, когда в идиотипе сочетались стерилизующая цитоплазма и различное число доминантных и рецессивных аллелей x и z, показало генотипическую обусловленность различий в ультраструктуре и топографии ацетолизоустойчивой оболочки (Голубева, 1977). У растений с идиотипом S_{xxzz} ацетолизоустойчивая оболочка образуется только с наружной стороны тапетальной клетки. У растений с этим идиотипом образуется амебоидный тапетум. Однако в отдельных небольших участках микроспорангия сохраняется секреторный тапетум. В норме пыльникам *B. vulgaris* свойствен секреторный тапетум, в клетках которого спорополлениновая оболочка окружает протопласт. Такая оболочка обнаружена у растений с идиотипом *N*xxzz. Если в идиотипе S_{xxzz} путем соответствующих скрещиваний заменить рецессивные аллели x и z на доминантные X и Z, то у полученных растений формируются пыльники с секреторным тапетумом, клетки которого окружены ацетолизоустойчивой оболочкой. Таким образом, на примере свеклы с цитоплазматической мужской стерильностью видно, что амебоидный тапетум возник из секреторного тапетума. Условием для возникновения амебоидного тапетума было отсутствие ацетолизоустойчивой оболочки с внутренней стороны тапетальной клетки. У этих растений с амебоидным тапетумом формировалась только наружная часть ацетолизоустойчивой оболочки. Таким образом, на генетически детерминированном материале — растениях *B. vulgaris* различных идиотипов — отмечено формирование амебоидного тапетума у мутантов, в то время как дикому типу свойствен секреторный тапетум. Это свидетельствует, во-первых, о зависимости типа тапетума от строения тапетальной ацетолизоустойчивой оболочки и, во-вторых, о вторичности амебоидного тапетума по отношению к секреторному

В микроспорофиллах *P. sylvestris* образуется секреторный тапетум. Его клетки на конечных этапах онтогенеза микроспорофилла окружены ацетолизоустойчивой оболочкой, ультраструктура которой различна в отдельных частях.

ЛИТЕРАТУРА

Голубева Е. А. (1977). Развитие пыльников фертильных и стерильных (ЦМС) растений сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). Тр. по прикл. бот., ген., сел., 60, 2. — Козубов Г. М. (1972). Ультраструктура репродуктивных органов сосны обыкновенной. В кн.: Ультраструктура растительных клеток. Л., Наука. — Козубов Г. М., Кордюм Е. Л. (1978). Ультраструктурные аспекты генеративных органов высших растений в процессе их формирования. Тез. докл. IV Всес. симп. Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. Рига. — Левитский Г. А. (1976). Цитология растений. М., Наука.— Москалева Г. И., Огородникова В. Ф. (1977). Ультраструктура экзины и тапетальной пленки пыльников томатов. Тр. по прикл. бот., ген., сел., 60, 2. — Огородникова В. Ф. (1976). Ультраструктура тапетальных пленок пыльников некоторых культурных растений. Тр. по прикл. бот., ген., сел., 58, 1. — Огородникова В. Ф. (1977). Структура тапетальных пленок пыльников *Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L. и *Avena sativa* L. Тр. по прикл. бот., ген., сел., 60, 2. — Орел Л. И. (1977). Предисловие. Тр. по прикл. бот., ген., сел., 60, 2. — Орел Л. И., Огородникова В. Ф. (1978). Ультраструктура и онтогенез тапетальной пленки пыльников ржи (*Secale cereale* L.). Бюл. ВИР им. Н. И. Вавилова, 83. — Романов И. Д. (1970). Особенности развития пыльцы злаков и значение их для некоторых генетических исследований. Генетика, 4, 10. — Романов И. Д., Грабовская С. Р. (1973). Механизм прикрепления пыльцевых зерен злаков к стенке гнезд пыльников. Тр. по прикл. бот., ген., сел., 50, 1. — Artschwager F. (1947). Pollen degeneration in male sterile sugar beet with special reference to the tapetal plasmodium. J. Agr. Res., 75. — Banerjee U. C. (1967). Ultrastructure of tapetal membranes in grasses. Grana palyn., 7, 2—3. — Carniel K. (1966). Über die Körnchen-schicht in Pollensacken von *Gnetum gnemon*. Österr. Bot. Z., 113. — Carniel K. (1968). Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Ubish-Körperentwicklung in der Gattung *Oxalis*. Öster. Bot. Z., 114. — Christensen J. E., Horner H. T. (1974). Pollen pore and its spatial orientation during microsporogenesis in the grass *Sorghum bicolor*. Amer. J. Bot., 61, 6. — Christensen J. E., Horner H. T., Lersten N. R. (1972). Pollen wall and tapetal orbicular wall development in *Sorghum bicolor* (*Gramineae*). Amer. J. Bot., 59 (1). — Davis G. (1967). The anther tapetum, Ubish granules and hay fever. Austral. J. Sci., 30, 6. — Dickinson H. G. (1970). The fine structure of peritapetal membrane investing the microsporangium of *Pinus banksiana*. New Phytol., 69. — Dickinson H. G. (1976). The deposition of acetolysis resistant polymers during the formation of pollen. Pollen et spores, 18, 3. — Dickinson H. G., Bell P. R. (1976). The changes in the tapetum of *Pinus banksiana* accompanying formation and maturation of the pollen. Ann. Bot., 40, 169. — Erdtman G., Bergland B., Praglowski J. (1961). An introduction to a Scandinavian pollen flora. Grana palyn., 2, 3. — Gupta S. C., Nanda K. (1972). Occurrence and histochemistry of the anther tapetal membrane. Grana, 12. 2. — Heslop-Harrison J. (1969). An acetolysis resistant membrane investing tapetum and sporogenous tissue in the anthers of certain *Compositae*. Canad. J. Bot., 47. — Horner H. T., Pearson C. B. (1978). Pollen wall and aperture development in *Helianthus annuus* (*Compositae* : *Heliantheae*). Amer. J. Bot., 65, 3. — Kosmath L. (1927). Studien über das Antherentapetum. Österr. Bot. Z., 76. — Mepham R. H., Lane G. R. (1969). Formation and development of the tapetal periplasmodium in *Tradescantia bracteata*. Protoplasma, 68. — Nakashima H. (1975). Histochemical studies on the cytoplasmic male sterility of some crops. IV. Electrone microscopic observation in sugar beet anther. Mem. Fac. Agr. Hokkaido Univ., 9, 3. — Pettitte J. M. (1966). A new interpretation of the structure of the megaspore membrane in some gymnospermous ovules. J. Linn. Soc. (Bot.), 59, 379. — Reznikowa S. A., Van Aelst A. C., Willemse M. T. M. (1980). Investigation of exine and orbicule formation in the lilium anther by scanning electron microscopy. Acta Bot. Neerl., 29 (2/3). — Rosanoff F. (1865). Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklungsgeschichte des Pollens der *Mimosaceae*. Jahrb. Wiss. Bot., 4. — Ubisch G. V. (1927). Zur Entwicklungsgeschichte der Antheren. Planta, 3. — Walles B., Rowley J. R. (1979). Tapetal cells during pollen development in *Pinus sylvestris*. J. Ultrastructure res., 66, 1.

Всесоюзный институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова,
Ленинград.

Получено 10 I 1980.

УДК 582.738

Г. П. Яковлев, О. А. Связева, Ф. Батшили

О РОДЕ *AMMODENDRON (FABACEAE)*

G. P. YAKOVLEV, O. A. SVIJAZEVA, F. BATCHILI.
ON THE GENUS *AMMODENDRON* (*FABACEAE*)

Критический пересмотр систематики среднеазиатского рода *Ammodendron* показал, что он на территории СССР представлен 3 видами: *A. bifolium* с двумя разновидностями, *A. karelinii* с двумя разновидностями и *A. eichwaldii*.

Род *Ammodendron* (*Fabaceae*) довольно хорошо известен ботаникам, и его представители, широко распространенные в пустынных районах Средней Азии, пользуются славой важнейших и превосходных пескоукрепителей.

Род был описан в 1825 г. Ф. Б. Фишером. Виды этого рода обитают главным образом на территории СССР, и поэтому опубликованная И. Т. Васильченко (1945) обработка рода во «Флоре СССР» фактически является монографией, на основе которой построены все последующие публикации в региональных флорах.

Согласно «Флоре СССР», род объединяет 6 видов: *A. eichwaldii*, *A. conollyi*, *A. karelinii*, *A. longiracemosum*, *A. lehmannii* и *A. argenteum*. Между собой виды различаются следующим образом: *A. longiracemosum* имеет длинные, до 5—10 см (в протологе 20—25 см!) длины, редкие с расставленными цветками кисти; в остальном он неотличим от *A. karelinii*.

A. karelinii и *A. conollyi* различаются между собой только сопряженной парой признаков, а именно опушением завязи и плода. В частности, у *A. conollyi* завязь и плод голые, а у *A. karelinii* они опушенные. Вторая пара видов (*A. argenteum* и *A. lehmanii*) различается аналогичным образом, а от предыдущей пары они отличаются шириной листочков, которая у них составляет 4—8 мм, а не 1.5—3 (4). Наконец, вид *A. eichwaldii* имеет всегда две-три пары листочков, тогда как все прочие — лишь одну пару.

После появления работы Васильченко систематика рода *Ammodendron* критически не пересматривалась. Нам представляется, что в настоящее время есть объективные возможности для такого пересмотра, так как появилась целая серия публикаций по химизму видов. Кроме того, мы впервые составили карты ареалов и провели ряд специальных наблюдений в природе. Весьма важные наблюдения над биологией и экологией видов этого рода, содержащиеся в работах Р. А. Ротова (1959), Л. Е. Родина (1963), Г. С. Каленова и К. Я. Федоренко (1967), Н. Т. Нечаевой с соавторами (1973), могут быть также использованы для целей систематики.

Род *Ammodendron* помещают обычно в трибу *Sophoreae* (Spreng.) DC. s. l., основываясь главным образом на его свободных тычинках и парноперистосложном листе (Hutchinson, 1964). Однако в последнее время высказано мнение, что род следует сближать с трибой *Genisteae* Benth. s. l. J. Mears и T. Mabry (1971), выдвинувшие это предположение, обосновывают его тем, что у видов рода *Ammodendron* отсутствуют алкалоиды матриновой группы, обычные для типичных представителей трибы *Sophoreae*, но наличествуют алкалоиды так называемого аммодендрин-хистринового ряда (иначе дипиперидилового ряда), а именно аммодендрин и изоаммодендрин. Эти последние найдены, помимо рода *Ammodendron*, только в родах *Genista* L. и *Adenocarpus* R. Br. из трибы *Genisteae* s. l.

При определении положения рода *Ammodendron* в системе бобовых следует учитывать одновременно как морфологические особенности, так и данные фитохимических исследований. Исследованиями M. Cranmer и B. Turner (1967), A. Salatino и O. Gottlieb (1980) твердо установлено, что наличие хинолизидиновых алкалоидов (анагирин, l-лупанин, цитизин и др.) следует расценивать как прямое указание на родство с таксонами бобовых, распределяемыми в трибы *Sophoreae* s. l., *Podalyrieae* Benth., *Thermopsideae* Yakovl. и *Genisteae* s. l. Все перечисленные трибы малопродвинуты. Они, вероятнее всего, произошли от общего предка, имевшего ген синтеза хинолизидиновых алкалоидов, в противоположность прочим таксонам бобовых, которые эти алкалоиды не синтезируют.

Однако названные трибы отчетливо различаются морфологически и несомненно представляют самостоятельные ветви развития. В частности, софоровые всегда имеют принципиально непарноперистосложный лист, а генистовые, подалириевые и термопсисовые — лист тройчатый или вторично простой — однолисточковый. Лист видов рода *Ammodendron* несомненно производен от непарноперистосложного, что свидетельствует в пользу справедливости мнения авторов, включавших обсуждаемый род в трибу *Sophoreae*.

В настоящее время родственные связи внутри этой филы бобовых хорошо изучены (Яковлев, 1972, 1974), и это позволяет установить место рода *Ammodendron*.

По нашему мнению, род образует особую, несколько изолированную ветвь, которая наряду с тремя другими основными ветвями (подтрибы *Sophorinae*, *Calpurniinae* Yakovl., *Maackiinae* Yakovl.) может рассматриваться в качестве монотипной подтрибы трибы *Sophoreae*.

Subtrib. **Ammodendrinae Yakovl. subtrib. nov.** — Stamina omnino libera; folia paripinnata, axe spina terminata.

Typus: *Ammodendron* Fisch.

Тычинки полностью свободные; листья парноперистосложные, с осями, заканчивающимися колючками.

Тип: *Ammodendron* Fisch.

Виды рода *Ammodendron* не содержат матриновых алкалоидов и отличаются тем самым от представителей подтрибы *Sophorinae*. Представители подтрибы *Ammodendrinae* ближе к членам подтриб *Maackiinae* и *Calpurniinae*, но значительно более специализированы и приспособлены к аридным местообитаниям. Среди трибы *Sophoreae* — это наиболее ксероморфная ветвь эволюции.

Обсудим теперь внутриродовую систематику, привлекая данные фитохимического, эколого-географического и анатомо-морфологического анализов.

Как сказано выше, все виды рода *Ammodendron* являются алкалоидоносами. Сведений о наличии других веществ вторичного метаболизма крайне мало, в силу чего они исключены из дальнейшего обсуждения. Количественное содержание суммы алкалоидов в надземных органах разных видов варьирует от 0.18 до 3.18% (на абс. сух. вещество), но, как выяснилось (Батшили и др., 1980), зависит прежде всего от фазы вегетации и места сбора.

В таблице приведены оригинальные и литературные данные по качественному составу алкалоидов (Orechoff, Proskurnina, 1935; Orechov, Proskurnina, 1938; Проскурнина, Мерлис, 1949; Кушмурадов и др., 1968, 1976, 1977, 1979; Aslanow et al., 1972). Большинство алкалоидов имеется у всех видов и из сравнительного анализа может быть исключено. Появление у *A. conollyi* изоаммодендрина, изомерного аммодендрину, скорее всего обусловлено случайными причинами (Проскурнина, Мерлис, 1949). При интерпретации данных следует также исключить алкалоид коноллин. Структурная формула этого алкалоида неизвестна и он содержится в следах (0.007%) (Проскурнина, Мерлис, 1949).

Качественный состав алкалоидов видов рода *Ammodendron*

Вид	Аммодендрин	Изоаммодендрин	Анагирин	Цитизин	*N*-метилцитизин	l-лупанин	Пахикарпин	Аргентин	Аргентамин	Ромбифолин	Коноллин	Количество идентифицированных алкалоидов
A. argenteum	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	—	9
A. lehmannii	+	—	+	+	+	+	+	?	+	—	—	7
A. eichwaldii	+	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	6
A. karelinii	+	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	6
A. conollyi	+	Сл	+	+	+	+	+	—	—	—	Сл	6—7
A. longiracemosum	+	—	+	+	+	+	+	Сл	Сл	Сл	—	6—9

Примечание. Сл — следы алкалоида, знак «плюс» — алкалоид найден в достаточных количествах, знак «минус» — алкалоид отсутствует или не найден.

Главное внимание необходимо обратить на специфичный алкалоид аргентамин, найденный у *A. lehmannii* и *A. argenteum*, но отсутствующий у прочих видов.[1]

Одновременно *A. lehmannii* и *A. argenteum* отличаются от остальных видов более широкими листочками. Согласно сведениям, приведенным Н. А. Никитиным (1966), два упомянутых вида наиболее солеустойчивы и холодостойки.

A. karelinii и *A. conollyi* не выдерживают климата северной части пустынь,

---

[1] Ю. К. Кушмурадов с соавторами (1979) сообщают о наличии следов аргентамина у *A. longiracemosum*. Сырье для анализа этого вида было собрано близ оз. Тиликоль, где ранее это растение профессиональными систематиками не собиралось, но где весьма обычен *A. argenteum*. По указанной причине объективная оценка результатов процитированной публикации затруднительна.

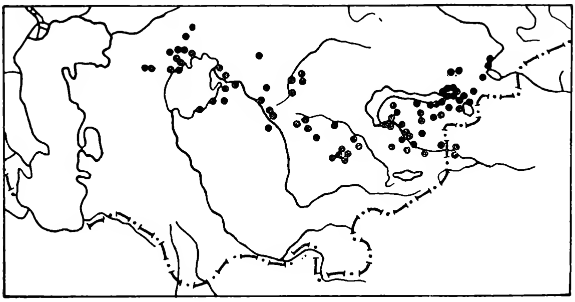


Рис. 1. Ареал *Ammodendron argenteum*.

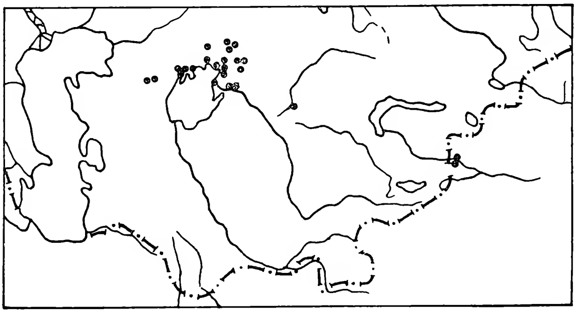


Рис. 2. Ареал *Ammodendron lehmannii*.

а *A. argenteum* и *A. lehmannii* растут даже на песках южной части полупустынной зоны.

Рассмотрим теперь взаимоотношения *A. argenteum* и *A. lehmannii*, для которых была установлена относительно большая близость.

Первый вид распространен значительно шире. *A. argenteum* обильно встречается в приаральских пустынях (Большие Барсуки, Приаральские Каракумы), единично — в Кызылкумах, часто — в нижнем течении р. Сырдарьи и бассейне р. Сарысу, в песках Сам, на плато Устюрт, в пустыне Моинкум, прибалхашских пустынях (пески в бассейнах рек и междуречья Или, Каратала, Лепсы, в Балхаш-Алакульской котловине), в районах Аягуза и оз. Зайсан. Вне пределов СССР вид известен из Джаркентской котловины (район г. Кульджи, КНР) (рис. 1). *A. argenteum* — невысокий, несколько раскидистый колючий кустарник 1—1.7 м выс., поселяющийся по преимуществу на разбитых и несколько закрепленных бугристых песках. Он чрезвычайно сходен с *A. lehmannii* и отличается от последнего только голой завязью и плодами. *A. lehmannii* встречается по преимуществу в приаральских пустынях (Большие и Малые Барсуки, Приаральские Каракумы) и в песках Сам, на плато Устюрт. Имеется один образец этого вида, собранный в бассейне р. Сарысу (рис. 2). В Прибалхашье вид пока не найден, но обнаружен нами наряду с *A. argenteum* в сборах из Джаркентской котловины (КНР). Это обстоятельство позволяет думать, что *A. argenteum* и *A. lehmannii* в действительности имеют общий ареал, но в значительной его части *A. lehmannii* встречается крайне редко и в силу этого пока не был обнаружен. Это предположение косвенно подтверждается анализом ареалов другой пары видов — *A. conollyi* и *A. karelinii* (см. ниже). По личному сообщению Р. В. Камелина, *A. lehmannii* и *A. argenteum* всегда встречаются совместно, образуя единые популяции.

Отсутствие серьезных различий в морфологических особенностях, экологической приуроченности и химическом составе побуждает нас признать справедливым мнение ряда старых авторов, которые рассматривали *A. argenteum* и *A. lehmannii* как один вид с двумя разновидностями. Правильным названием этого вида будет *A. bifolium* (Pall.) Yakovl. (Яковлев, 1972).

Проанализируем систематические отношения в группе видов, не содержащих аргентамин.

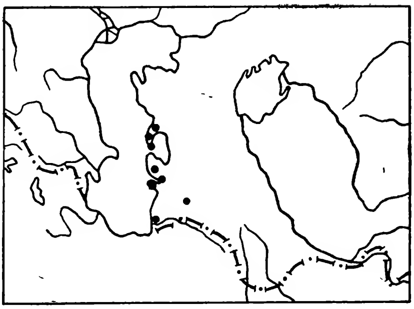


Рис. 3. Ареал *Ammodendron eichwaldii.*

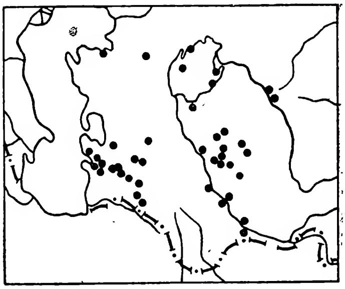


Рис. 4. Ареал *Ammodendron karelinii.*

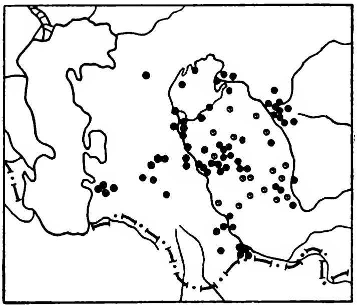


Рис. 5. Ареал *Ammodendron conollyi.*

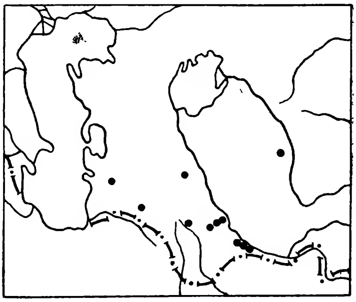


Рис. 6. Ареал *Ammodendron conollyi* var. *longisiliqua.*

Все виды этой группы ограничены в своем распространении пустынями. *A. conollyi*, *A. karelinii* и *A. longiracemosum* явлются довольно строгими псаммофитами. Лишь один вид группы — *A. eichwaldii* — обитает преимущественно вдоль глинисто-щебнистых и щебнисто-песчаных подножий плато восточного побережья Каспийского моря, и сравнительно узкий его ареал (рис. 3) изолирован от ареалов прочих видов.

Морфологически *A. eichwaldii* хорошо отличается от трех других видов и более чем они ксероморфен. *A. eichwaldii* — невысокий, 50—60 (120) см выс., кустарник, часто с простертыми или приподнимающимися стволиками, вооруженный многочисленными твердыми оттопыренными колючками, которые, как правило, длиннее части рахиса, несущей 2—3 пары узкоэллиптических или почти линейных, на верхушке твердо заостренных листочков.

Видовая обособленность *A. eichwaldii* не вызывает никаких сомнений, но, как показывают факты, изложенные выше, вид несколько ближе к *A. karelinii* и *A. conollyi*, чем к *A. argenteum* и *A. lehmannii.*

Из данных таблицы видно, что качественный состав алкалоидов *A. conollyi* и *A. karelinii* очень близок. Ареалы обоих видов практически совпадают (рис. 4, 5, 6). Виды распространены в песчаных пустынях Каракумов и Кызылкумов, пустынях южного Казахстана и в приаральских пустынях, нередко являясь доминантами растительности этих районов, образуя так называемую коянсуековую формацию. Судя по данным разных авторов (Родин, 1963; Никитин, 1966; Каленов, Федоренко, 1967; Нечаева и др., 1973; Халмуратов, 1980), оба вида обычны по барханным, полузакрепленным и отчасти закрепленным пескам, где, однако, в силу малой конкурентоспособности по мере дальнейшего зарастания отмирают. Особенно часто они встречаются на тех участках пустынного ландшафта, где развиты многочисленные язвы дефляции. В южной части Каракумов в грядово-такыровом комплексе эти виды изредка встречаются и на такыровидных поверхностях.

A. karelinii и *A. conollyi* растут в одних и тех же местах одновременно, не проявляя различий в экологической приуроченности. Однако их обилие в разных популяциях неодинаково.

По нашим наблюдениям, близ ст. Репетек (юго-восточные Каракумы)

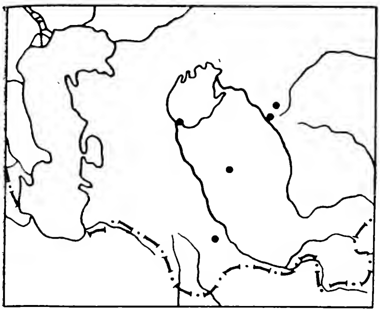


Рис. 7. Местонахождения *Ammodendron longiracemosum*.

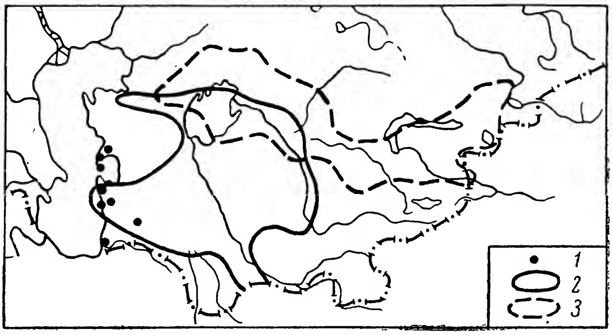


Рис. 8. Ареалы видов рода *Ammodendron*.
1 — *A. eichwaldii*, *2* — *A. karelinii* s. l., *3* — *A. bifolium* s. l.

A. karelinii в противовес доминирующему *A. conollyi* крайне редок. В популяции, обитающей близ оз. Моллакара (юго-западные Каракумы), также преобладает *A. conollyi*, а к *A. karelinii* относится не более 3—5% особей.

Иная картина наблюдалась в популяциях, растущих по песчаным буграм близ г. Муйнак (Приаралье). В одной из популяций соотношение видов было равным, в другой — особей с опушенными плодами, т. е. *A. karelinii*, было в 2 раза больше, чем с голыми.

По свидетельству П. Халмуратова (1980), в песках Сам *A. karelinii* является доминантным видом, а *A. conollyi* встречается значительно реже.

Судя по различным свидетельствам и собственным наблюдениям, габитуально оба вида не различимы. Это небольшие деревья или кустарники,[2] 2.5—7 м выс., нередко с плакучей кроной (плакучая крона может быть у обоих видов).

Вся совокупность наблюдений убеждает, что между *A. karelinii* и *A. conollyi* существуют лишь небольшие морфологические различия, которые сами по себе совершенно недостаточны для признания их видовой самостоятельности, поэтому мы предпочитаем объединить их в один таксон и рассматривать в качестве двух разновидностей одного вида.[3]

Модификацией или, может быть, наследственной формой этого же вида, за которым должно быть сохранено приоритетное название *A. karelinii*, является и *A. longiracemosum*.

A. longiracemosum был описан И. А. Райковой в 1922 г. по собственным сборам из окрестностей г. Муйнак на о. Токмак-ата.[4]

Единственный известный типовой образец этого вида действительно замечателен довольно длинными кистями (по нашим измерениям, у типового образца от 7 до 19 см дл.) и широко расставленными цветоножками. Никаких последующих указаний на новые находки *A. longiracemosum*, сделанные профессиональными систематиками и флористами, не было, в силу чего нами поставлены под сомнение данные по химическому составу этого вида по образцам с оз. Тиликоль (Кушмурадов и др., 1979).

Просматривая материалы гербариев Ботанического института имени В. Л. Комарова АН СССР (БИН) и Ташкентского государственного университета, мы, однако, установили, что из ряда мест собраны образцы, определенные как *A. karelinii* и *A. conollyi*, но характеризующиеся длинными соцветиями и расставленными цветками. На рис. 7 дана карта распространения этих образцов. Видно, что отдельные местонахождения весьма удалены друг от друга и рассеяны в пределах ареалов *A. karelinii* и *A. conollyi*. Более того, все они найдены в районах, где эти последние встречаются в изобилии. Большинство образцов, эквивалентных типу *A. longiracemosum*, имеют опушенную завязь, но некоторые характеризуются голой завязью.

---

[2] На большей части ареала древовидные экземпляры вырублены населением для различных нужд, поэтому нередко создается неверное впечатление о характере жизненных форм этих видов.

[3] Р. В. Камелин (личное сообщение) полагает, что этим таксонам следовало бы придать ранг подвидов.

[4] Ныне территория острова в результате усыхания Аральского моря полностью слилась с его южным побережьем.

Мы обследовали популяцию, растущую в классическом месте сбора *A. longiracemosum* близ г. Муйнак. Выяснилось, что около 2—3% особей действительно обладают длинными, до 15 см, кистями, но тут же встречаются экземпляры с очень короткими (2—3 см дл.) и среднедлинными (5—7 см дл.) кистями.

Таким образом следует признать, что вид *A. longiracemosum* является только формой *A. karelinii* и должен быть объединен с ним.

В заключение приводим систему рода со всеми необходимыми изменениями в номенклатуре таксонов и синонимикой.

Ammodendron Fisch. 1825, in DC., Prodr. 2 : 523; Васильченко, 1945, Фл. СССР, 11 : 30.

Typus: *A. sieversii* Fisch. (*A. bifolium* (Pall.) Yakovl.).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *AMMODENDRON* [5]

1. Листочки в числе 2—3 пар, узкоэллиптические, очень узко эллиптические, редко почти линейные или очень узко-обратноланцетные; колючие, невысокие, высотой 0.4—0.7 (1.2) м кустарники с 1-несколькими косо расходящимися стволиками . . . . *A. eichwaldii.*

+ Листочков только одна пара, если изредка 2, то кустарники выше 1.2 м и листочки всегда явственно узко-обратноланцетные . . . . 2.

2. Листочки узко-обратноланцетные, редко узкоэллиптические, 0.2—0.4 см шир.; крупные кустарники (1) 1.2—3 м выс. или небольшие деревца 3—7 м выс. . . . . *A. karelinii.*

+ Листочки обратноланцетные или узко-обратнояйцевидные, редко почти эллиптические, 0.4—1.0 (1.3) см шир.; кустарники 1—1.7 м выс. . . . . *A. bifolium.*

1. *A. bifolium* (Pall.) Yakovl. 1972, Бот. журн., 57, 6 : 592. — *Sophora bifolia* Pall. 1803, Sp. Astrag.: 124. — *Robinia argentea* Siev. 1796, in Pall., Nueste Nord. Beitr. Erd. Völkerbeschr. 3 : 326, nom. nud. — *Sophora argentea* Pall. 1797, Nova Acta Acad. Sci. Petropol. 10 : 373, non Salisb. 1796. — *Podalyria argentea* (Pall.) Willd. 1799, Sp. Pl. 2 : 500. — *Ammodendron sieversii* Fisch. 1825, in DC., Prodr. 2 : 523. — *A. lehmannii* Bunge, 1872, in Boiss., Fl. Or. 2 : 626. — *A. argenteum* (Siev.) O. Kuntze, 1887, Acta Horti Petropol. 10, 1 : 180, nom. invalid. — *A. floribundum* Zing. 1901, Тр. Бот. сада Юрьев. унив. 2 : 160. — *A. argenteum* (Pall.) Kryl. 1933, Фл. Зап. Сиб.; Васильченко, 1945, Фл. СССР, 11 : 32; Голоскоков, 1961, Фл. Казахст. 5 : 16.

В БИН АН СССР (LE) хранятся 3 гербарных образца из коллекции И. Сиверса, которые должны считаться типовыми. Буквальный перевод этикетки гласит: «Растет в Зенгории поблизости Нор Зайсан на песчаных местах, особенно по реке Бекун (теперь р. Буконь. — *Г. Я.*), впадавшей в Иртыш, 24 VII 1793, И. Сиверс».

Распространение: СССР: Казахская ССР, Каракалпакская АССР; КНР: провинция Синьцзянь (крайний запад) (рис. 8).

1. Завязь и плоды более или менее опушенные . . . . . var. *lehmannianum.*

+ Завязь и плоды голые . . . . var. *bifolium.*

a. *A. bifolium* var. *bifolium.*

b. **A. bifolium var. lehmannianum (Bunge) Yakovl. comb. nov.** — *A. sieversii* var. *lehmannianum* Bunge, 1847, Arb. Naturf. Ver. Riga, 1, 2 : 215.

Вид впервые собран в 1793 г. Сиверсом. В письме, посланном Сиверсом Палласу и опубликованном последним в 1796 г., растению дано название *Robinia argentea*. Описание, однако, Сиверсом сделано не было, и текст, сопровождающий название, носит характер дорожных заметок: «*Robinia argentea*, einem schönen neuen Strauch, der sehr hoch und astig wuchs». Полное, очень подробное описание под названием *Sophora argentea* с приложением рисунка опубликовано Палласом лишь в 1797 г., но к этому времени под этим именем R. Salisbury законно описал другой вид, позднее отнесенный к роду *Podalyria* Lam. Поэтому законным названием исследованного нами растения явилось более позднее название *Sophora bifolia* Pall., установленное в 1803 г. Это название послужило базионимом для комбинации, предложенной Г. П. Яковлевым в 1972 г.

---

[5] Составители ключей в региональных флорах иногда указывают на возможность распознавания видов по относительной длине колючек, длине и наличию заострений на верхушках листочков и т. д. Просмотрев весьма значительный материал, мы смогли убедиться, что эти особенности определяются конкретными условиями местообитания вида и возрастом растений.

Указания во «Флоре Узбекистана» (1953, 3 : 405) относительно нахождения этого вида в Бухарской обл. основаны на неверном определении. Образец, упомянутый в этой «Флоре», относится к *A. karelinii* s. l.

2. *A. karelinii* Fisch. et Mey. 1843, in Ledeb., Fl. Ross. 1 : 717; Васильченко, 1945, Фл. СССР, 11 : 31; Федченко, Мефферт, 1949, Фл. Туркм. 4 : 113; 1953, Фл. Узбек. 3 : 406; 1961, Фл. Казахст. 5 : 16. — *A. karelinii* Fisch. et Mey. 1839, Bull. Soc. Nat. Moscou, 12, 2 : 150, nomen nudum. — *A. zablotskii* Fisch. et Mey. 1839, l. c.: 150, nomen nudum. — *A. conollyi* Bunge, 1872, in Boiss., Fl. Or. 2 : 627; Васильченко, 1945, цит. соч.: 31; 1949, цит. соч. : 113; 1953, цит. соч. : 406; 1961, цит. соч. : 14. — *A. sieversii* var. *karelinii* (Fisch. et Mey.) Trautv. 1877, Acta Horti Petropol. 5 : 428, p. p. quoad nomen. — *A. conollyi* var. *longisiliqua* Litv. 1901, Sched. Herb. Fl. Ross. 3 : 44. — *A. longiracemosum* Raik. 1922, Бот. мат. (Ленинград) 3 : 163; Васильченко, 1945, цит. соч. : 31; 1953, цит. соч. : 407.

В Ленинграде хранится несколько образцов, один из них имеет этикетку «Peninsula Dardscha, . . . 25 V 1836, П. Заблоцкий». Очевидно, его рассматривали в качестве типа. Имеется и другой образец «Karelin, 1838» без указания места сбора, который также может быть связан с обсуждаемым видом. Во избежание недоразумений мы избрали первый образец в качестве лектотипа. Должны, однако, указать, что образец с п-ова Дарджа также собран Г. С. Карелиным. Имя П. Заблоцкого на этикетке лектотипа скорее всего приведено ошибочно.

Распространение: СССР: Туркменская ССР, Узбекская ССР, Казахская ССР. Возможно нахождение в Афганистане (рис. 8).

1. Завязь и плоды голые . . . . var. *conollyi*.
+ Завязь и плоды опушенные . . . . var. *karelinii*.

a. *A. karelinii* var. *karelinii*.

b. **A. karelinii var. conollyi (Bunge) Yakovl. comb. nov.** — *A. conollyi* Bunge, 1872, in Boiss., Fl. Or. 2 : 627.

3. *A. eichwaldii* Ledeb. 1833, in Eichwald, Pl. Casp.-Cauc. 2 : 37; idem, 1843, Fl. Ross. 1 : 717; Васильченко, 1945, Фл. СССР, 11 : 30; Федченко, Мефферт, 1949, Фл. Туркм. 4 : 111. — *A. caspium* Ledeb. 1831, in Eichwald, Pl. Casp.-Cauc. 1 : 7, nomen nudum. — *A. eichwaldii* var. *stenophylla* Trautv. 1871, Acta Horti Petropol. 1 : 16. — *A. persicum* Bunge, 1872, in Boiss., Fl. Or. 2 : 627; Parsa, 1948, Fl. Iranica, 2 : 475. — *A. sieversii* var. *eichwaldii* (Fisch. et Mey.) Trautv. 1877, Acta Horti Petropol. 5 : 428; — *A. sieversii* var. *karelinii* (Fisch. et Mey.) Trautv. 1877, l. c. : 428, p. p. quoad pl. — *A. sieversii* var. *sablozkii* Trautv. 1877, l. c. : 428.

Описан по сборам Эйхвальда из окрестностей Красноводска, «Krasnowodsk, Eichwald», тип в Ленинграде (LE).

Распространение: СССР: Туркменская ССР; Иран (рис. 8).

ЛИТЕРАТУРА

Батшили Ф. (1980). Ботанико-фармакогностическое изучение видов рода *Ammodendron* Fisch. Автореф. канд. дис. Лен. хим.-фарм. инст. — Батшили Ф., Сыровежко Н. В., Яковлев Г. П. (1980). Количественное содержание пахикарпина и цитизина в видах рода *Ammodendron* Fisch. Растит. ресурсы, 16, 1. — Васильченко И. Т. (1945). Род Аммодендрон, или песчаная акация — *Ammodendron* Fisch. В кн.: Флора СССР, 11. М.; Л., Изд. АН СССР. — Каленов Г. С., Федоренко К. Я. (1967). Некоторые особенности распределения растительности песков низменных Каракумов. В кн.: Проблемы освоения пустынь, 2. М.; Л., Наука. — Кушмурадов Ю. К., Асланов Х. А., Кучкаров С. (1976). Алкалоиды *Ammodendron eichwaldii*. Химия природных соединений, 5. — Кушмурадов Ю. К., Асланов Х. А., Кучкаров С. (1977). Алкалоиды *Ammodendron lehmannii* Bge. Тр. Ташкент. гос. унив., сер. хим., 539. — Кушмурадов Ю. К., Кучкаров С., Мирзаабдуллаев А. Б. (1979). Алкалоиды *Ammodendron longiracemosum*. Химия природных соединений, 6. — Кушмурадов Ю. К., Фам Хоанг Нгок, Садыков А. С., Асланов Х. А. (1968). Изучение алкалоидов *Ammodendron argenteum*. Тр. Ташкент. гос. унив., 3, 341. — Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г. (1973). Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М., Наука. — Никитин Н. А. (1966). Древесная и кустарниковая растительность пустынь СССР. М., Наука. — Проскурнина Н. Ф., Мерлис В. М. (1949). Об алкалоидах *Ammodendron conollyi* Bge. О выделении новых алкалоидов изоаммодендрина и коноллина. ЖОХ, 19, 7. — Родин Л. Е. (1963). Растительность пустынь западной Туркмении. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ротов Р. А. (1959). Биолого-морфологические особенности древесно-кустарниковых жизненных форм растений песчаной пустыни Каракум. Учен. зап. Моск. пед. инст., 5. — Халмуратов П. Х. (1980). Флора и растительность песков Сам и Матайкум. Автореф. канд. дис. Ташкент. гос. унив. — Яковлев Г. П. (1972). Дополнения к системе порядка *Fabales*. Бот. ж., 57, 6. — Яковлев Г. П. (1974). Новая система для родов, включавшихся в трибу *Sophoreae* s. l. (*Fabaceae*), и некоторые вопросы систематики порядка *Fabales* Nakai. Автореф. докт. дис. Тартуск. гос. унив. — Aslanow C. A., Kuschmuradov J. K., Sadykow A. S. (1972). Alkaloide von Pflanzen der Gattung *Ammodendron* (Fam. *Leguminosae*). Abh. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin, 1971. — Cranmer M., Turner B. L. (1967). Evolution, 21, 508. — Hutchinson J. (1964). The genera of flowering plants (Angiospermae). Dicotylendons, 1. Oxford. — Mears J. A., Mabry T. J. (1971). Alkaloids in the *Leguminosae*. In: Chemotaxonomy of the *Leguminosae*. London—N. Y. — Orechoff A., Proskurnina N. (1935). Über die Alkaloide von *Ammodendron conollyi* Bunge. Ber. Deutsch. Chem. Ges., 9. — Orechov A. P., Proskurnina N. F. (1938). On alkaloids of *Ammodendron conollyi* Bge. The structure of ammodendrine. ЖОХ, 8, 4. — Salatino A., Gottlieb O. (1980). Quinolizidine alkaloids as systematic markers of *Papilionoideae*. Biochem. Syst. Ecol., 8. 2.

Ленинградский
химико-фармацевтический институт,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 V 1980.

УДК 582.542 : 576. 312.3 (571.6)

Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская

КОНСПЕКТ ХРОМОСОМНЫХ ЧИСЕЛ *POACEAE* СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА. I. ТРИБЫ *ORYZEAE, BRACHYPODIEAE, TRITICEAE*

N. S. PROBATOVA, A. P. SOKOLOVSKAYA. SYNOPSIS OF CHROMOSOME NUMBERS IN *POACEAE* FROM THE SOVIET FAR EAST. I. THE TRIBES *ORYZEAE, BRACHYPODIEAE, TRITICEAE*

Конспект включает все виды злаков флоры советского Дальнего Востока в пределах триб *Oryzeae*, *Brachypodieae* и *Triticeae*, для которых имеются данные о хромосомных числах, полученные на местном материале. Приведены хромосомные числа для 37 видов и подвидов злаков (из них для 8 таксонов хромосомные числа публикуются впервые). Даны краткие характеристики рассматриваемых родов. Описываются как новые для науки *Brachypodium sylvaticum* ssp. *kurilense* и ×*Elyhordeum kolymense*.

Кариотаксономическое изучение злаков авторы осуществляли в различных районах советского Дальнего Востока (СДВ), начиная с 1965 г. Основные результаты были отражены в ряде публикаций (Соколовская, Пробатова, 1968, 1973а, б, 1974а, б, 1975, 1976, 1977а, б, 1978), однако многочисленные данные все еще остаются неопубликованными. В настоящее время в связи с накоплением сведений о хромосомных числах злаков возникает необходимость в систематизации и обобщении таких материалов.

Злаки СДВ в последние 15 лет изучали особенно интенсивно. За этот период мы, а также сотрудники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), занимающиеся цитотаксономическим изучением флоры Дальневосточного сектора Арктики, накопили значительный материал по этой очень крупной группе растений. В связи с подготовкой многотомной сводки по сосудистой флоре СДВ целесообразно изложить этот материал в виде конспекта хромосомных чисел злаков СДВ.

Конспект является списком хромосомных чисел принятых нами таксонов злаков во флоре СДВ. Роды злаков располагаем по системе Н. Н. Цвелева (1976). Бамбукообразные злаки, представленные родом *Sasa*, здесь не приведены ввиду очень слабой изученности этого рода во многих (в том числе в кариологическом) аспектах. Виды крупных родов рассматриваем по секциям. Приводим краткие сведения о распространении и эколого-фитоценотических особенностях видов и подвидов. Родственные отношения между таксонами специально не обсуждаются.

Во флоре СДВ насчитывается, по нашим данным, около 370 видов злаков, что составляет более трети видового состава их во флоре СССР (Цвелев, 1976). В этой статье приводятся данные по хромосомным числам для 37 видов и подвидов злаков, изученных на территории региона. Впервые приведены хромосомные числа для 8 таксонов (отмечены звездочкой).

Гербарные образцы изученных нами растений хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте Дальневосточного научного центра (БПИ ДВНЦ) АН СССР (Владивосток), постоянные цитологические препараты — на кафедре ботаники Ленинградского государственного университета.

Триба *Oryzeae* Dumort.

Leersia oryzoides (L.) Sw. 2 n=48: Приморский край, Хасанский р-н, развилка дорог Андреевка—Зарубино, небольшой водоем у ж.-д. насыпи, 20 IX 1979, № 5490, Н. П.[1] Приморье (очень редко). Преимущественно европейско-североамериканский вид, почти совершенно отсутствующий в Сибири. У берегов водоемов.

Zizania latifolia (Griseb.) Stapf. 2 n=30: Приморский край, Черниговский р-н, 12 км от с. Черниговка к с. Вадимовка, пойма р. Илистой, берег оз. Песчаного, 12 IX 1979, № 5476, Н. П. Хабаровский край: ж.-д. ст. Приамурская, № 4472; Приморский край: с. Астраханка (побережье оз. Ханка), № 4401 — Соколовская, Пробатова (1977а). Приморье, Приамурье (обычен). Восточноазиатский вид. Берега водоемов.

Триба *Brachypodieae* (Hack.) Hayek

Brachypodium sylvaticum (Huds.) Beauv. ssp. kurilense Probat. ssp. nov. (*B. sylvaticum* ssp. *sylvaticum*: Цвелев, 1976, Злаки СССР: 103, p. p., quoad pl. extremiorient.; *B. miserum* auct. non Koidz.: Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 70).

Glumae inferiores 4.1—6.6, glumae superiores 6.5—9.0 mm lg., pedicelli spicularum brevissime pilosi, laminae foliorum utrinque pilosae. A ssp. *sylvatico* glumis valde inaequalibus differt.

Typus: Insulae Kurilenses, ins. Iturup, prope urb. Kurilsk, in prato maritimo, 3 IX 1968, n° 1601, N. Probatova (LE, isotypus — VLA), 2n=18.

Нижние колосковые чешуи 4.1—6.6, верхние — 6.5—9.0 мм дл., ножки колосков коротковолосистые, пластинки листьев с обеих сторон волосистые. Отличается от ssp. *sylvaticum* резко неравными колосковыми чешуями: нижняя почти в 2 раза (на 2—3.5 мм) короче верхней.

Тип: Курильские острова, о. Итуруп, окр. г. Курильска, луг на морской террасе, 3 IX 1968, № 1601, Н. Пробатова, 2n=18.

Распространение на СДВ: о. Монерон близ южной оконечности Сахалина, Курильские острова (Итуруп, Кунашир). Общее распространение: Японские острова.

При выделении этого подвида мы учитывали также очень значительную (на 3000—3500 км) удаленность дальневосточных популяций от основной части ареала вида и нетипичную для *B. sylvaticum* s. str. эколого-фитоценологическую приуроченность их к морским побережьям (луга на склонах морских террас) и к бамбучникам (зарослям сазы). Род *Brachypodium* отсутствует в материковой части СДВ. Восточная граница ареала типового подвида ssp. *sylvaticum* проходит по юго-восточному побережью оз. Байкал (Цвелев, 1976). Указание *B. sylvaticum* для Сахалина (Пробатова, 1974; Цвелев, 1976) относится только к о. Монерон. Распространение описываемого нами подвида носит ясно выраженный островной характер.

---

[1] Наиболее часто повторяющаяся фамилия коллектора — одного из авторов этой статьи сокращена: Н. П. (Н. Пробатова).

Дальневосточные растения иногда приводились под названием *B. miserum* Koidz. У образца *B. miserum* из Японии (о. Сикоку) в Гербарии БИНа ножки колосков, колосковые и нижние цветковые чешуи голые, членики оси колоска очень слабо волосистые, жилки нижних цветковых чешуй резко выдающиеся; верхняя цветковая чешуя превышает нижнюю; колосковые чешуи у *B. miserum* слабо различаются между собой по длине; пластинки листьев только сверху с рассеянными волосками. Описанный из Японии *B. japonicum* Miq., судя по образцу из БИНа, по-видимому, идентичен *B. miserum*. Наконец, *B. manshuricum* Kitag., описанный из Сев.-Вост. Китая (isl. Mangtao), судя по первоописанию и рисунку, близок к нашему подвиду; однако для *B. manshuricum* указываются (возможно, ошибочно) очень крупные (4.5 мм дл.) пыльники (у *B. sylvaticum* ssp. *kurilense* пыльники 1.5—1.8 мм дл.). По довольно обильному опушению листовых пластинок, стеблевых узлов и обычно также нижних цветковых чешуй наш подвид приближается к *B. sylvaticum* ssp. *dumosum* (Vill.) Tzvel. — преимущественно средиземноморскому подвиду, который распространен в СССР в южных районах европейской территории и на Кавказе (Цвелев, 1970). У ssp. *kurilense* варьирует степень опушенности нижних цветковых (иногда также и колосковых) чешуй — от довольно густо волосистых до почти голых, у которых более резко выдаются жилки (такие образцы приближаются к *B. miserum*). 2 n=18: Курильские острова: о. Итуруп, пос. Горячие Ключи, № 1542; Курильск, № 1601 — Соколовская, Пробатова (1976) (sub «ssp. *sylvatico*»).

Триба *Triticeae* Dumort.

Elymus L. (секция *Turczaninovia*)

E. dahuricus Turcz. ex Griseb. ssp. *dahuricus*. 2 n=42: Сахалин, пос. Заозерное, № 3675 — Соколовская, Пробатова (1976). Приморье, Приамурье, Сахалин, Курильские острова (типичные экземпляры на СДВ сравнительно редки). Преимущественно центральноазиатский подвид. Кустарниковые заросли, сухие луга и галечники.

**E. dahuricus* ssp. *pacificus* Probat. (1978, Нов. сист. высш. раст., 15: 68). 2 n=42: Приморский край: 1) Хасанский р-н, п-ов Гамова, бухта Астафьева, приморский луг, 23 VIII 1974, № 3911, Н. П. (топотип!); 2) о. Рейнеке в зал. Петра Великого, южный берег, у прибрежных скал, 8 VIII 1974, № 3881, Н. П.; 3) окр. пос. Шкотово, песчаный берег лагуны, 25 IX 1979, № 5504, Н. П.; Сахалин: 1) 48 км к западу от г. Южно-Сахалинска, близ. ж.-д. ст. Чистоводное, осыпь на склоне к р. Лютоге у ж.-д. насыпи, 1 IX 1973, № 3811, Н. П.; 2) Корсаковский р-н, 2 км к юго-востоку от пос. Озерск, морская терраса, 5 X 1980, № 5836, Н. П. Сахалинский образец № 3811 с гладкими на большей части поверхности нижними цветковыми чешуями, узкими свернутыми листьями, сизоватым налетом на колосковых чешуях и в узлах стеблей ранее был приведен как ssp. *dahuricus* (Соколовская, Пробатова, 1976), однако он несомненно принадлежит к описанному нами подвиду. Другой образец с Сахалина (№ 5836) по признаку густо волосистых влагалищ нижних листьев сходен с *E. excelsus*. Побережье Японского моря в южной части Приморского края, Сахалин и южные Курильские острова. Приморские луга, обрывы, скалы, пески и галечники супралиторали.

**E. excelsus* Turcz. ex Griseb. (*E. dahuricus* ssp. *excelsus* (Turcz. ex Griseb.) Tzvel.). 2n=42: Амурская обл., г. Свободный, на откосе ж.-д. насыпи, 14 VIII 1976, № 4412, Н. П.; Хабаровский край, 25 км к востоку от г. Хабаровска, в районе ж.-д. платформы Хехцир, кустарниковые заросли, 19 IX 1976, № 4650, Н. П. Образец № 4412 по довольно сильно шероховатым на спинке нижним цветковым чешуям немного сходен с *E. dahuricus* s. str. Распространение на СДВ: Приморье и Приамурье, на Сахалине и южных Курильских островах — нетипичные экземпляры. Забайкальско-маньчжурский вид. Кустарниковые заросли, луга на склонах. На Сахалине и Курилах, очевидно, имело место поглощение реликтовых популяций *E. excelsus* популяциями *E. dahuricus* s. l.

Elymus (секция *Goulardia*)

E. gmelinii (Ledeb.) Tzvel. 2n=28: Амурская обл.: 1) Свободненский р-н, окр. с. Малая Сазанка, юго-восточный склон, остепненный луг, 13 VIII 1976, № 4409, Н. П.; 2) там же, № 4601, Н. П.; 3) Селемджинский р-н, 7 км к северу от пос. Норск, пойма р. Селемджи, закустаренный луг, 19 VIII 1976, № 4654, Н. П. Камчатка: 1) Петропавловск-Камчатский, склон сопки Зеркальной, кустарниковые заросли, 7 VIII 1971, № 3320, Н. П.; 2) Елизовский р-н, 5 км к югу от с. Пиначева, долина р. Пиначевой (бассейн р. Авача), берёзовое редколесье, 13 VIII 1972, № 3652, Н. П.; 3) Быстринский р-н, окр. с. Эссо, правый берег р. Уксичан (приток р. Быстрой Козыревской), кустарниковые заросли, 3 IX 1969, № 2305, Н. П. Все районы СДВ, кроме Арктики, Командорских и северных Курильских островов. Восточноазиатский континентальный вид. Сухие (в том числе остепненные) луга, лесные поляны, заросли кустарников.

E. mutabilis (Drob.) Tzvel. ssp. *mutabilis*. 2n=28: Камчатка, Ключевская группа вулканов, сопка Плоская Дальняя, верховье Козыревской сухой речки, выс. 1100 м над ур. м., 31 VIII 1973, № 3971, А. Сидельников. Охотское побережье материка, Камчатка, Дальневосточная Арктика (юг). Преимущественно сибирско-североамериканский вид. Луга, кустарниковые заросли, лесные поляны и опушки, реже каменистые склоны.

E. pendulinus (Nevski) Tzvel. ssp. *pendulinus*. 2n=28: Хабаровский край: с. Петропавловка-на-Амуре, № 3278; Приморский край: ж.-д. ст. Океанская (у Владивостока), № 3370 — Соколовская, Пробатова (1977а). Приморье и Приамурье. Амурский подвид. Лесные поляны и опушки.

**E. pendulinus* ssp. *brachypodioides* (Nevski) Tzvel. 2n=28: Приморский край, залив Петра Великого, о. Попова, окр. пос. Старк, дубняк липовый, на опушке, 7 VIII 1977, № 4872, В. Селедец. Приморье и Приамурье. Южносибирско-амурский подвид. Лесные поляны, опушки, кустарниковые заросли.

E. ciliaris (Trin.) Tzvel. ssp. *ciliaris*. 2n=28: Приморский край: ж.-д. ст. Океанская (у Владивостока), № 3874; с. Анисимовка, № 3948 — Соколовская, Пробатова (1977а). Приморье, Приамурье. Корейско-маньчжурский подвид. На щебнистых склонах и скалах, на осыпях, в разреженных дубняках на сухих склонах.

E. kamczadalorum (Nevski) Tzvel. (*E. trachycaulus* (Link) Gould et Shinners ssp. *kamczadalorum* (Nevski) Tzvel.; *Roegneria kamczadalorum* Nevski). 2n=28: Камчатка, Елизовский р-н, 5 км к югу от с. Пиначева, долина р. Пиначевой (бассейн р. Авача), березовое редколесье, 13 VIII 1972, № 3655, Н. П. Магаданская обл., пос. Ваеги-на-Майне (бассейн р. Анадырь) — Жукова, Тихонова (1971). Камчатка, бассейн р. Анадырь (?). Берингийский вид. Кустарниковые заросли.

E. kronokensis (Kom.) Tzvel. ssp. *subalpinus* (L. Neum.) Tzvel. (*Roegneria borealis* (Turcz.) Nevski; *R. scandica* Nevski). 2n=28: Магаданская обл., окр. Магадана, бухта Гертнера в районе пос. Старая Веселая, склон морской террасы, 15 VII 1972, № 3596, Н. П. Анюйское и Чукотское нагорья (Жукова, 1967, 1969); Зап. Чукотка (Жукова, Петровский, 1975, 1976, 1977); о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1981). Сахалин (северный), Охотское побережье материка, Камчатка, Дальневосточная Арктика. Преимущественно сибирско-центральноазиатский подвид.

E. sajanensis (Nevski) Tzvel. ssp. *villosus* (V. Vassil.) Tzvel. (*Roegneria villosa* V. Vassil.). 2n=28: Корякский нац. округ, Олюторский р-н, окр. пос. Тиличики, II морская терраса, щебнистый склон, 29 VIII 1970; № 2840, Н. П. о. Врангеля (Жукова, 1965; Петровский, Жукова, 1978); Зап. Чукотка (Жукова, Петровский, 1976, 1977). Дальневосточная Арктика. Восточносибирский арктический подвид. Каменистые и щебнистые склоны, галечники. У изученного нами образца № 2840 листовые пластинки сверху волосистые (а не голые), нижние цветковые чешуи скорее шероховатые, чем волосистые; в этом отношении он приближается к североамериканскому *E. alascanus* (Scribn. et Merr.) A. Löve (в СССР отсутствует).

* *E. hyperarcticus* (Polun.) Tzvel. (*Roegneria hyperarctica* (Polun.) Tzvel.). 2n=28: Камчатка: 1) Петропавловск-Камчатский, седловина Никольской сопки, на обрывах к морю, 22 VIII 1969, № 2233, Н. П.; 2) Быстринский р-н, окр. с. Эссо, долина р. Быстрой Козыревской в 12 км ниже села, на скалах, 10 IX 1969, № 2461, Н. П. Камчатка, Дальневосточная Арктика. Восточносибирско-североамериканский арктический вид. Каменистые склоны и скалы.

E. macrourus (Turcz.) Tzvel. ssp. *macrourus* (*Roegneria macroura* (Turcz.) Nevski). 2n=28: Корякский нац. округ, Олюторский р-н, окр. с. Хаилино, надпойменная терраса р. Тылговаям, галечник, 11 VIII 1970, № 2604, Н. П. Зап. Чукотка (Жукова, Петровский, 1975). Приамурье (бассейн р. Зеи), Охотское побережье материка, Дальневосточная Арктика (южная). Преимущественно восточносибирско-североамериканский подвид. На приречных песках и галечниках, в ивняках.

E. macrourus ssp. *neplianus* (V. Vassil.) Tzvel. (*Roegneria nepliana* V. Vassil.). 2n=28: пос. Еропол на Анадыре (Жукова, 1967); Зап. Чукотка: Билибино, Ягодный (Жукова, Петровский, 1976, 1977). Дальневосточная Арктика (Северо-Анюйский хребет). Восточносибирский арктический вид. Каменистые склоны и галечники.

E. jacutensis (Drob.) Tzvel. (*Roegneria jacutensis* (Drob.) Nevski). 2n=28: Магаданская обл.: 1) окр. пос. Мадаун на Тенькинской трассе, долина речки, на галечнике, 4 VIII 1972, № 3636, Н. П.; 2) Тенькинский р-н, берег р. Детрин в 43 км выше ее устья, галечник, 25 VII 1972, № 3611, Н. П. Чукотское и Анюйское нагорья (Жукова, 1967, 1969; Жукова, Петровский, 1976); Вост. Чукотка (Юрцев, Жукова, 1978). Охотское побережье материка, бассейн р. Колымы, Дальневосточная Арктика. Восточносибирско-североамериканский вид. На приречных песках и галечниках.

**E. subfibrosus* (Tzvel.) Tzvel. 2n—28: Магаданская обл., 4 км от пос. Ола к Магадану, эродированный склон морской террасы, 18 VII 1972, № 3623, Н. П.; Камчатка, Быстринский р-н, окр. с. Эссо, правый берег р. Уксичан (приток р. Быстрой Козыревской), разнотравно-злаковый луг, 3 IX 1969, № 2304, Н. П. В монографии Цвелева (1976) для СДВ не был приведен, но позднее упоминался А. П. Хохряковым (1978) и нами (Пробатова, 1979а). Редкое растение флоры СДВ: по нашим данным, вид встречается на Охотском побережье материка (в Аяно-Майском р-не и близ Магадана), в центральной части п-ова Камчатка и в бассейне р. Анадырь (всюду спорадически). Восточносибирско-дальневосточный вид. На склонах и галечниках, реже на лугах и среди кустарников.

Elymus (секция *Elymus*)

E. confusus (Roshev). Tzvel. ssp. *confusus* (*Roegneria confusa* (Roshev.) Nevski). 2n=28: Магаданская обл., окр. Магадана у пос. Старая Веселая, эродированный склон морской террасы, 15 VII 1972, № 3598, Н. П. Анюйское нагорье (Жукова, 1967; Жукова, Петровский, 1976, 1980); Зап. Чукотка (Жукова, Петровский, 1977). Распространен преимущественно в северной части СДВ: Арктика, Камчатка, Сев. Сахалин (на Курилах вид отсутствует). Восточносибирско-центральноазиатский подвид. На склонах и приречных галечниках.

E. confusus ssp. *pilosifolius* Khokhr. (*E. confusus* var. *pubiflorus* (Roshev.) Tzvel.). 2n=28: Хабаровский край, Верхнебуреинский р-н, окр. пос. Софийск, долина р. Олга (бассейн р. Ниман), 900 м над ур. м., 1 VIII 1978, № 5324, А. А. Нечаев; Магаданская обл., Тенькинский р-н, 10 км от пос. Усть-Омчуг к пос. Ветреный, обочина дороги, 21 VII 1972, № 3606, Н. П. Амурская обл., р. Маршегири, № 4260 — Соколовская, Пробатова (1977а). Наиболее характерным признаком этого подвида, который, однако, не был отмечен при первоописании автором (Хохряков, 1978), является рассеянное опушение нижних цветковых чешуй, состоящее из прижатых волосков или тонких шипиков (у типового подвида чешуи голые). Такие растения соответствуют разновидности *E. confusus* var. *pubiflorus* (Цвелев, 1976), в чем мы убедились при изучении типового материала по ssp. *pilosifolius* (МНА). Опушение нижних цветковых чешуй, очевидно, коррелирует с опушением листовых пластинок сверху, а также с коротким и жестким опушением стеблевых узлов. Приамурье, Охотское побережье материка, бассейны рек Колымы и Анадырь. Восточносибирско-дальневосточный подвид. Лесные опушки, щебнистые осыпи и галечники.

E. sibiricus L. 2n=28: Сахалин: ж.-д. ст. Заозерная, № 3676; ст. Ожидаево, № 3843 — Соколовская, Пробатова (1976). Все районы СДВ, кроме Курильских и Командорских островов (Арктика — в бассейне р. Пенжины). Преимущественно восточноазиатско-североамериканский вид. На песках и галечниках речных долин, на склонах среди кустарников.

E. pendulinus s. str.×*E. ciliaris* s. str. 2n=28: Приморский край, бухта Астафьева (п-ов Гамова), № 3896 — Соколовская, Пробатова (1977а). Редкий гибрид.

Из довольно многочисленных на СДВ таксонов рода *Elymus* лишь немногие остаются не изученными в кариологическом отношении на местном материале. Не установлено число хромосом у типового подвида *E. kronokensis*. Для *E. ciliaris* ssp. *amurensis* (Drob.) Tzvel. в литературе указано 2n=42 (Tateoka, 1956, цит. по: ХЧЦР, 1969,[2] sub «Agropyro amurensi»), что нам представляется сомнительным, поскольку гексаплоидное число хромосом до сих пор выявлялось лишь у видов секции *Turczaninovia*. Не изучены с территории СДВ *E. trachycaulus* ssp. *major* (Vasey) Tzvel., обнаруженный нами в бассейне р. Пенжины (Пробатова, 1979б), и два заносных (или одичавших) подвида: ssp. *trachycaulus* и ssp. *novae-angliae* (Scribn.) Tzvel.; для них в литературе известно 2n=28 (ХЧЦР, 1969). Два таксона, описанных недавно (Хохряков, 1978) с Охотского побережья материка, — *E. magadanensis* Khokhr. и *E. boreoochotensis* Khokhr., по нашему мнению, скорее всего являются гибридами: соответственно *E. confusus*×*E. mutabilis* и *E. confusus*×*E. kronokensis* s. l.

Elytrigia jacutorum (Nevski) Nevski. (*E. strigosa* (Bieb.) Nevski ssp. *jacutorum* (Nevski) Tzvel.). 2n=14: Зап. Чукотка, р. Тополевка 1-я (Жукова, Петровский, 1977). Приамурье (бассейн р. Зеи), Охотское побережье материка, бассейн р. Колымы. Тип ареала — восточносибирский. На каменистых склонах и скалах.

E. repens (L.) Nevski. 2n=42: Хабаровский край, Ульчский р-н, обочина дороги за с. Солонцы, 29 VI 1978, № 5066, Н. П. Все районы СДВ (в Арктике — редок). Почти космополитный сорный вид. У дорог, на окраинах полей и огородов, на залежах, реже на лугах.

Род *Elytrigia* очень слабо представлен во флоре СДВ. Третий обитающий здесь вид, эндемичный для северной части бассейна р. Амур, — *E. amgunensis* (Nevski) Nevski — еще не изучен в кариологическом отношении.

Род *Agropyron* еще недавно не был известен во флоре СДВ, а в настоящее время он представлен единственным заносным видом — *A. pectinatum* — в южной части региона.

Agropyron pectinatum (Bieb.) Beauv. (*A. cristatum* (L.) Beauv. ssp. *pectinatum* (Bieb.) Tzvel.). 2n=28: Хабаровский край, г. Комсомольск-на-Амуре, на пустыре у пристани, 19 VI 1978, № 5044, Н. П. Приморский край, г. Владивосток, на подъездных ж.-д. путях морского порта, 4 VI 1978, № 5002, Н. П. Амурская обл.: г. Свободный, № 4428; Приморский край: с. Долины, № 4274 — Соколовская, Пробатова (1977а). Приморье и Приамурье (редко). Евразиатский вид. На пустырях и по обочинам дорог.

В последнее время в Приморье на ж.-д. насыпях был найден также *Aegilops cylindrica* Host (Пробатова, 1976), для которого указаны числа хромосом 2n=14 и 28 (ХЧЦР, 1969).

Hystrix coreana (Honda) Ohwi (*Asperella coreana* (Honda) Nevski). 2n=28: Приморский край: г. Арсеньев, № 3377; хр. Чандалаз, № 3125 — Соколовская, Пробатова (1977а). Приморье. Корейско-маньчжурский вид. На каменистых склонах, скалах и осыпях, в разреженных дубняках и среди кустарников на каменистых склонах.

---

[2] Литературные ссылки на справочник «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) даны в сокращении: ХЧЦР, 1969.

***H. komarovii* (Roshev.) Ohwi. (*Asperella komarovii* Roshev.). 2n=28: Приморский край: 1) Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский заповедник, ключ Кабаний, на вырубке, 4 IX 1979, № 5463; Н. П.; 2) там же, 1.5 км выше кордона Кабаний, обочина лесной дороги, 4 IX 1979, № 5464, Н. П. Приморье (север), Приамурье, Сахалин. Амуро-сахалинский вид. В темнохвойных и смешанных лесах, на вырубках и опушках.

В монографии «Злаки СССР» (Цвелев, 1976) для третьего вида этого рода — *H. sibirica* (Trautv.) O. Kuntze — было указано 2n=28, с ошибочной ссылкой на наши данные. *H. sibirica*, очень редкий вид флоры СДВ, еще не изучен в кариологическом отношении.

Leymus ajanensis (V. Vassil.) Tzvel. (*L. interior* (Hult.) Tzvel.). 2n=28: Камчатка, с. Эссо, № 200 — Соколовская (1963) (sub «Elymo villosissimo»); о. Врангеля (Жукова, 1967); Колымское и Анюйское нагорья (Жукова, 1968; Жукова, Петровский, 1980), Зап. Чукотка (Жукова, 1966; Жукова, Петровский, 1976); Вост. Чукотка (Юрцев, Жукова, 1978); Южн. Чукотка (Жукова, 1980). Охотское побережье материка, Камчатка, Дальневосточная Арктика. Тип ареала: восточносибирско-дальневосточный. На речных песчаных и галечниковых наносах, вулканических шлаках, реже на лугах.

L. villosissimus (Scribn.) Tzvel. 2n—28: Зап. Чукотка: Апапельхино и Крестовая (Жукова, 1967; Жукова, Петровский, 1976). Охотское побережье материка, Камчатка (север), Командорские и северные Курильские острова, Дальневосточная Арктика. Северопацифический вид. Приморские пески и галечники, приморские луга.

L. mollis (Trin.) Hara. 2n=28: Приморский край, о. Наумова в зал. Петра Великого, супралитораль, 29 V 1978, № 4946, В. Селедец; Камчатка, пос. Палана, на обрыве к морю, 22 VIII 1979, № 258, А. Соколовская; Командорские острова, о. Беринга, берег оз. Саранное, 28 VII 1971, № 3295, Н. П. Сахалин, пос. Антоново, № 119 — Соколовская, Пробатова (1976); Корякский нац. округ: с. Олюторка, № 124 — Соколовская (1968). Все районы СДВ вдоль морского побережья, но в Арктике редок (его замещает там *L. villosissimus*). Северопацифический вид. На приморских песках и галечниках, в составе сообществ супралиторали, реже на приморских лугах.

L. chinensis (Trin.) Tzvel. 2 n=28: Приморский край, 3 км к северу от ж.-д. ст. Угольная, у насыпи, 18 VI 1977, № 4674, Н. П. Амурская обл., пос. Норск, № 4439; Приморский край, ст. Чайка (близ Владивостока), № 1790 — Соколовская, Пробатова (1977а). Приморье и Приамурье. Преимущественно центральноазиатский вид. На обочинах дорог и ж.-д. насыпях.

Во флоре СДВ род *Leymus* также слабо представлен, как и род *Elytrigia* (там произрастают лишь эти 4 вида, причем один из них — *L. chinensis* — занесен из Сибири и расселяется в южной части СДВ преимущественно вдоль железных дорог).

Hordeum brevisubulatum (Trin.) Link ssp. *brevisubulatum*. 2n=28: Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Кипарисово, август 1977, № 4874, Л. Тимашова; Хабаровский край, г. Комсомольск-на-Амуре, на пустыре у пристани, 19 VI 1978, № 5046, Н. П. Приморье, Приамурье, Охотское побережье материка (редко). Тип ареала: южносибирско-центральноазиатский. На пустырях и у дорог.

H. brachyantherum Nevski. 2 n=28: Командорские острова, о. Беринга, у пос. Никольское, выгон, 30 VII 1971, № 3306, Н. П. Камчатка, Командорские острова. Берингийский вид. На нарушенных местообитаниях.

H. roshevitzii Bowd. (*H. sibiricum* Roshev.). 2n=14: Приморский край, окр. пос. Шкотово, засоленная приморская равнина, 25 IX 1979, № 5515, Н. П. Приморье (редко). Южносибирско-центральноазиатский вид. На засоленных лугах близ морского побережья и у дорог. Для этого малоисследованного вида указываются числа хромосом 2n=14 и 28 (Bothmer, 1979). Необходимо дальнейшее изучение.

H. jubatum L. 2 n=28: Приморский край, Ханкайский р-н, с. Новоселище, обочина дороги, 3 X 1978, № 5236, Н. П.; Магаданская обл.: 1) Тенькинский р-н, водораздел рек Детрин и Тенке, горный массив Бутугычаг, на перевале у дороги, 28 VII 1972; № 3639, Н. П.; 2) окр. Магадана, бухта Гертнера, пос. Старая Веселая, у дороги, 15 VII 1972, № 3594, Н. П. Приморский край, пос. Шкотово, № 3129 — Соколовская, Пробатова (1977а), Анюйское нагорье, пос. Билибино (Жукова, 1967); Зап. Чукотка, Погындено (Жукова, Петровский, 1976). Все районы СДВ, но на Камчатке, Сахалине и Курильских островах редок. Восточносибирско-североамериканский вид; как заносное растение — во многих районах земного шара.

Из видов рода *Hordeum* на СДВ наиболее распространен *H. jubatum*, остальные указанные здесь виды встречаются значительно реже. В последнее время как заносное растение в г. Владивостоке был найден *H. brevisubulatum* ssp. *turkestanicum* (Nevski) Tzvel., для которого известны числа хромосом 2n=14, 28, 42 (Соколовская, Пробатова, 1978).

**Elyhordeum arcuatum* W. Mitch. et Hodgs. (*Elymus sibiricus* L.×*Hordeum jubatum* L.). 2n=28: Приморский край, Владивосток, № 3939 — Соколовская, Пробатова (1977а). Этот, возможно, не всегда стерильный гибрид встречается нередко, например в городах Владивостоке и Хабаровске.

* **Elyhordeum kolymense Probat. sp. hybr. nov.** (*Elymus confusus* ssp. *pilosifolius* Khokhr.×*Hordeum jubatum* L.).

Planta 35—50 cm alt., nodi caulium breviter pilosi; laminae foliorum supra sparse longe pilosae, subtus scabrae; spicae subpatentes, spicis *Elymi confusi* similes, sed paulo densiores; lemmata dorso breviter pilosa vel scaberula, sat longe aculeata, apice aristata, arista erecta 25—30 mm lg; antherae 0.8—1.4 mm lg.; flores steriles.

Typus. Prov. Magadanensis, distr. Tenke, in viciniis pag. Nelkoba ad ripam fl. Kolyma, in prato, 2 VIII 1972, N. Probatova (LE, isotypus — VLA).

Растение 35—50 см выс.; узлы стеблей коротковолосистые; пластинки листьев сверху с расеянными длинными волосками, снизу шероховатые; колосья слабо поникающие, сходные с колосьями *Elymus confusus*, но немного более густые; нижние цветковые чешуи на спинке с короткими волосками или довольно длинными шипиками, на верхушке остистые, с прямыми, 25—30 мм дл., остями; пыльники 0.8—1.4 мм дл.; цветки стерильные.

Тип: Магаданская обл., Тенькинский р-н, в окр. пос. Нелькоба, по берегу р. Колымы, на лугу, 2 VIII 1972, Н. Пробатова.

Габитуально похож на *Elymus confusus* ssp. *pilosifolius*, от которого унаследовал поникающие колосья, волосистые сверху пластинки листьев и нижние цветковые чешуи, форму колосковых чешуй; от *Hordeum jubatum* — ломкую ось колоса, более длинные, тонкие и прямые ости нижних цветковых чешуй, более узкие колосковые чешуи. Ножки боковых колосков, как и сами колоски, редуцированы (их колосковые чешуи узкие, почти щетиновидные). Довольно обычный гибрид, который, возможно, не всегда хорошо отличается от ×*Elyhordeum arcuatum* (подобно их родительским видам — *Elymus sibiricus* и *E. confusus*). 2n=28: Магаданская обл., Тенькинский р-н, окр. пос. Ветреный, у старой дороги к берегу р. Колымы, 23 VII 1972, № 3610, Н. П. Распространен в более северных районах СДВ.

В заключение отметим, что злаки флоры СДВ, относящиеся к трибам *Oryzeae*, *Brachypodieae* и *Triticeae*, характеризуются очень широкой экологической амплитудой: от гигрофитов — обитателей берегов пресноводных водоемов (*Leersia oryzoides*, *Zizania latifolia*) — до галофильных видов морских побережий (*Leymus mollis*, *Hordeum roshevitzii*), от типично лесных видов (*Hystrix komarovii*, *Elymus pendulinus*) до горно-тундровых (многие виды рода *Elymus*); растения этих триб нередко являются обитателями скал и осыпей; немало видов-антропофитов. Во флоре СДВ широко представлен мезофильный род *Elymus*, относительно слабо — роды *Elytrigia*, *Leymus*, *Hordeum*; не характерны для СДВ ксерофильные степные злаки и злаки-эфемеры. В пределах рассмотренных триб флору СДВ наилучшим образом характеризуют виды восточноазиатского и восточноазиатско-североамериканского типа ареала: к ним принадлежат две трети приведенных здесь таксонов. Среди рассмотренных злаков очень мало диплоидов и почти нет первичных диплоидов (с 2 n=14), но нет и полиплоидов высокого уровня (выше 6х): большинство таксонов — тетра- и гексаплоиды, причем числа хромосом у них стабильны. Кариологическая дифференциация, возможно, будет установлена лишь у некоторых видов рода *Hordeum* (*H. roshevitzii*, *H. brevisubulatum*), однако для этого необходимо широкое цитотаксономическое изучение видов в пределах их ареалов.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. (1965). Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля. Бот. ж., 50, 9. — Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. ж., 51, 10. — Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. II. Бот. ж., 52, 7. — Жукова П. Г. (1968). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. III. Бот. ж., 53, 3. — Жукова П. Г. (1969). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. IV. Бот. ж., 54, 12. — Жукова П. Г. (1980). Хромосомные числа некоторых видов растений Южной Чукотки. Бот. ж., 65, 1. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1975). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1976). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. II. Бот. ж., 61, 7. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. III. Бот. ж., 62, 8. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1980). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Анюйского нагорья. Бот. ж., 65, 5. — Жукова П. Г., Тихонова А. Д. (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. I. Бот. ж., 56, 6. — Петровский В. В., Жукова П. Г. (1978). Цитотаксономический обзор однодольных растений острова Врангеля. Бот. ж., 63, 9. — Петровский В. В., Жукова П. Г. (1981). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений острова Врангеля. Бот. ж., 66, 3. — Пробатова Н. С. (1974). Злаки — *Gramineae*. В кн.: Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л., Наука. — Пробатова Н. С. (1976). Новые и редкие злаки из Восточной Сибири и Дальнего Востока. Нов. сист. высш. раст., 13. — Пробатова Н. С. (1979а). О некоторых злаках (*Poaceae*) с Дальнего Востока. Нов. сист. высш. раст., 15. — Пробатова Н. С. (1979б). Заметки о злаках флоры Дальнего Востока. II. Нов. сист. высш. раст., 16. — Соколовская А. П. (1963). Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры полуострова Камчатки). Вестн. ЛГУ, 15, сер. биол., 3. — Соколовская А. П. (1968). Кариологическое исследование флоры Коряцкой земли. Бот. ж., 53, 1. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. (1968). Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. Бот. ж., 53, 12. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. (1973а). Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. II. Бот. ж., 58, 1. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. (1973б). Числа хромосом дальневосточных видов *Glyceria* R. Br. Бот. ж., 58, 9. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. (1974а). Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Agrostis* L. Бот. ж., 59, 9. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. (1974б). Числа хромосом некоторых видов *Alopecurus* L. флоры СССР. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биол., 4. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. (1975). Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. 1. Бот. ж., 60, 5. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. (1976). Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов. Бот. ж., 61, 3. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. (1977а). Кариологическое исследование злаков (*Poaceae*) южной части советского Дальнего Востока. Бот. ж., 62, 8. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. (1977б). К кариологическому изучению рода вейник *Calamagrostis* Adans. в СССР (*Poaceae*). Бот. ж., 62, 9. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. (1978). Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. II. Бот. ж., 63, 9. — Хохряков А. П. (1978). Новые таксоны пырея из южной части Магаданской области. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 109. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1970). *Brachypodium silvaticum* ssp. *dumosum* (Vill.) Tzvel. Список раст. Герб. фл. СССР, 18. Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — Юрцев Б. А., Жукова П. Г. (1978). Цитотаксономический обзор однодольных востока Чукотского полуострова. Бот. ж., 63, 8. — Bothmer R., von. (1979). Revision of the asiatic taxa of *Hordeum* sect. *Stenostachys*. Bot. Tidsskr., 7, 4.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток,
Ленинградский государственный университет.

Получено 22 V 1980.

УДК 581.55 : 582.542.1 (282.247.412)

В. Н. Егорова

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *BROMUS INERMIS (POACEAE)* В ПОЙМЕННЫХ ЦЕНОЗАХ РЕКИ ОКИ

V. N. EGOROVA. THE STRUCTURE AND DYNAMICS OF COENOPOPULATIONS OF *BROMUS INERMIS (POACEAE)* IN THE FLOODPLAIN COENOSES OF OKA RIVER

Ценопопуляции *Bromus inermis* были изучены в пойменных ценозах р. Оки (с. Дединово Луховицкого р-на Московской обл.). Прослежено влияние одного из антропогенных факторов (минеральные удобрения) при сенокосном (двухукосном) использовании травостоя.

Многочисленными исследованиями (главным образом луговедческими), проведенными в различных почвенно-географических зонах, на разных типах лугов и в культуре, установлено, что внесение минеральных удобрений вызывает резкое увеличение общей массы надземных и подземных органов, образование более сомкнутых травостоев, изменение количественного соотношения компонентов. Однако на основании подобных материалов довольно трудно судить о развитии и изменении как естественных ценозов в целом, так и о слагающих их конкретных видах.

Наши длительные наблюдения показали, что внесение повышенных доз удобрений до $N_{120}PK_{60}$ оказывает существенное влияние не только на формирование биомассы и соотношение компонентов, как это отмечается при внесении средних доз удобрений (Работнов, 1973), но и на флористический состав естественных ценозов. В отдельных ценозах флора их сокращалась почти вдвое (Егорова, 1981). Внесение минеральных удобрений изменяет условия и характер размножения видов в естественных ценозах (Работнов, 1970; Егорова, 1973).

Изучение структуры и динамики ценопопуляций компонентов естественных ценозов помогает раскрыть механизмы, обусловливающие тот или иной характер изменения естественного растительного покрова в связи с возрастающей интенсификацией его использования.

В работе мы пользовались онтогенетически-популяционным методом (Работнов, 1950; Уранов, 1960; «Ценопопуляции растений», 1976).

Для более детальной характеристики ценопопуляций в целом, равно как и отдельных возрастных групп *Bromus inermis* Leyss. в изученных ценозах, кроме учета численности и возрастного спектра, мы провели дополнительные наблюдения за изменением жизненности особей. Для характеристики жизненного состояния растений использовали средний вес особей всех возрастных групп, характер побегообразования, интенсивность развития побегов в надземной и подземной сферах.

Исследования были проведены в четырех растительных сообществах. Два из них были выбраны на полидоминантном, сменнодоминантном краткопоемном лугу в переходной от прирусловой к центральной части поймы; два других — на полидоминантном, сменнодоминантном среднепоемном ежегодно заливаемом лугу центральной части поймы. Как в первом, так и во втором случаях, на одном из участков ежегодно вносили удобрения, на другом перестали вносить их в последние 3 года (подробно характеристику изученных ценозов см. в табл. 1). Использование луга сенокосное (двухукосное). Первый покос проводят в первой половине июля, а второй — в конце сентября.

При изучении большого жизненного цикла и выделении возрастных состояний у костра безостого за особь была принята обособленная от других, физически непрерывная система парциальных кустов, представляющая известную морфо-физиологическую целостность (Егорова, 1976). При исследовании структуры ценопопуляции методом численности и возрастных спектров в качестве счетной единицы также была принята особь как система парциальных кустов. В связи с таким строением растения при сборе материала нередко отдельные части особей оказываются за пределами исследуемой площадки («пограничные ситуации»).

Специальные исследования по размещению растений костра безостого, проведенные в 1966 г. в пойме р. Оки с картированием всех парциальных кустов

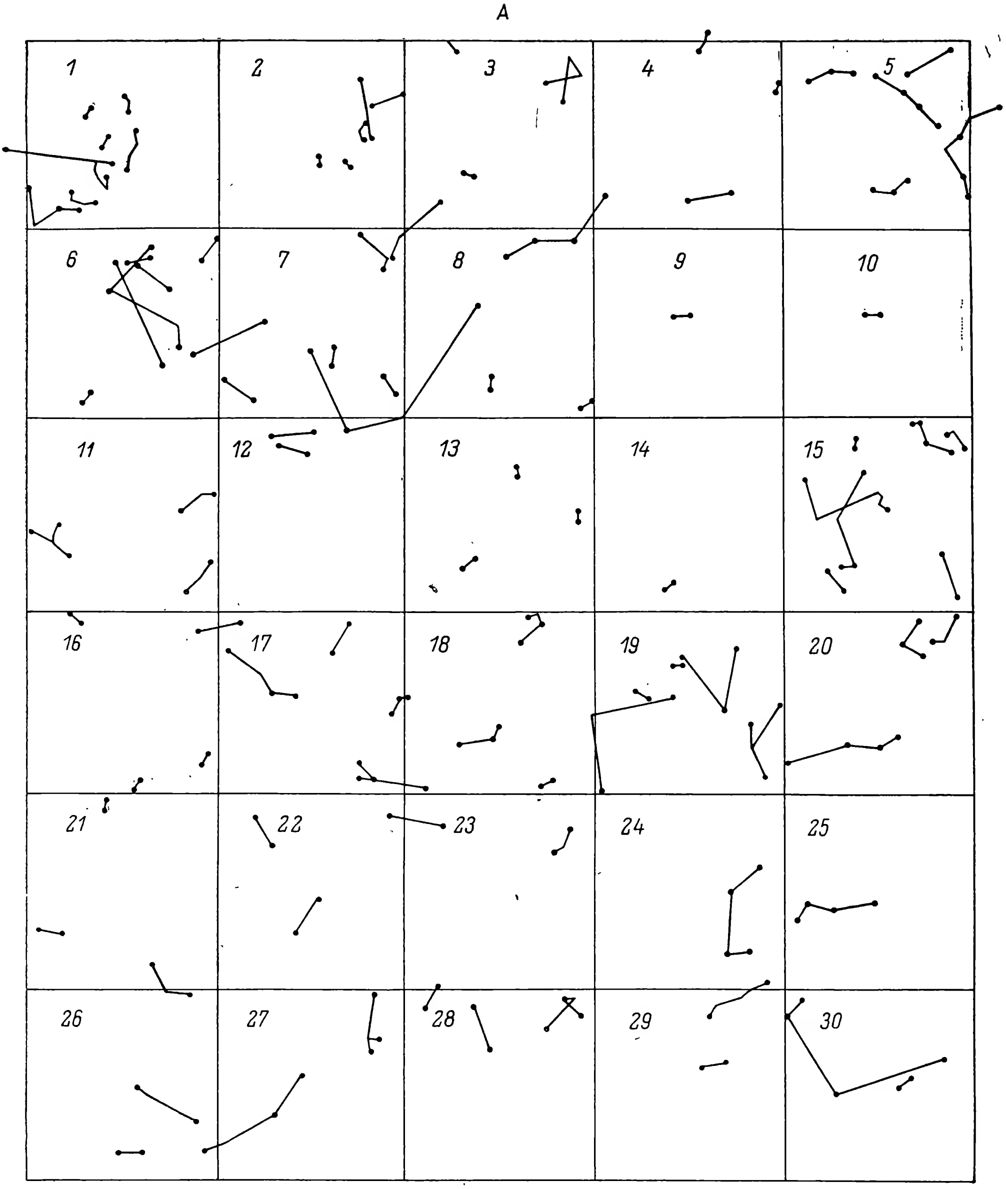


Рис. 1. Размещение особей *Bromus inermis* в пойменных ценозах р. Оки при низкой (*А*) и высокой (*Б*) численности.

Цифрами обозначены номера квадратов.

в пределах площадок 0.5×0.5 м, дали возможность наметить несколько конкретных путей для решения пограничных ситуаций. Главные из них:

а) если в пределах изучаемой площадки оказывается более половины «вегетирующих»[1] парциальных кустов, то и вся особь причисляется к данной площадке (рис. 1, *А*, квадраты *7*, *15*; рис. 1, *Б*, квадраты *3*, *4*, *9*, *10*, *12*, *13*, *14*, *23*, *24*, *27*, *30*);

б) когда в пределах исследуемой площадки находится половина вегетирующих парциальных кустов, а остальные — за ее пределами, то учитывается качественная характеристика каждой половины особи (интенсивность развития парциальных кустов, их возраст, наличие или отсутствие растущих корневищ

---

[1] «Вегетирующими» парциальными кустами мы называем кусты разного возраста, имеющие в своем составе вегетирующие надземные побеги; «невегетирующими» — парциальные кусты, состоящие только из резид.

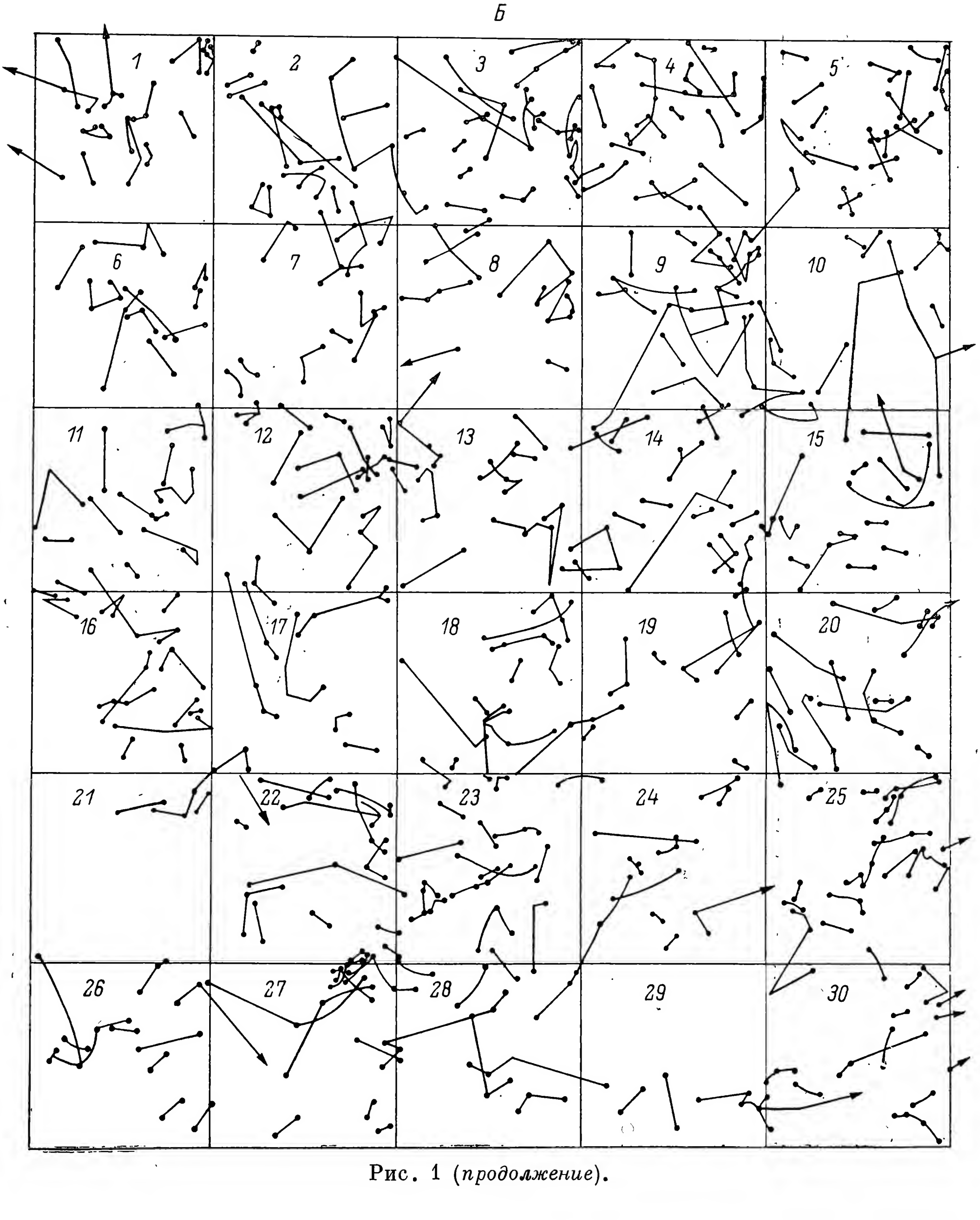


Рис. 1 (*продолжение*).

и их размещение и др.); если на площадке оказывается более интенсивно развитая часть особи, то и вся особь причисляется к данной площадке (рис. 1, *А*, квадраты: *12*, *17*, *21*, *22*);

в) если за пределами площадки размещены только растущие корневища или «невегетирующие» парциальные кусты, то особь причисляется к исследуемой площадке (рис. 1, *А*, квадраты *1*, *5*, *7*, *8*, *16*; рис. 1, *Б*, квадраты *1*, *13*, *16*, *21*, *24*, *25*, *26*, *30*).

Как показал материал, по мере увеличения численности растений возрастает число пограничных ситуаций, хотя строгая закономерность и не наблюдается. В дальнейшем мы учли это обстоятельство. В ценозах, где обилие костра безостого сравнительно высокое, площадки закладывали в виде трансект, так как в этом случае вдвое сокращается число сторон квадратов, граничащих с неисследуемой частью ценоза.

Для подсчета численности брали 75—100 площадок размером 50×50 см. Размещали их регулярным методом. Принадлежность парциальных кустов, находящихся в пределах исследуемой площадки, к одной особи устанавливали при вы-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика местообитаний, в которых учитывался возрастной спектр *Bromus inermis*

Тип луга	Заливание полыми водами	Уровень грунтовых вод, см	Влажность почвы в слое 0—20 см в среднем за вегетационный сезон	Почва	Антропогенные факторы		Число видов, шт.	Доминирующий вид	Общее проективное покрытие, %	Средняя высота травостоя, см
					использование	режим удобрений				
Полидоминантный, сменнодоминантный не ежегодно заливаемый краткопоемный луг в переходной от прирусловой к центральной части поймы	За последние 10 лет заливался полыми водами 7 раз в среднем на 5—7 дней	208.0	23.7	Луговые, дерновые, суглинистые с хорошо выраженной зернисто-комковатой структурой, интенсивно прокрашенные гумусом, достаточно обеспеченные доступным фосфором, бедные усвояемым калием	Сенокосное (двухукосное)	Удобряемый участок: азот и калий вносят в количестве 60—90 кг действующего вещества на 1 га весной и после первого скашивания	45	*Bromus inermis*, *Festuca pratensis*, *Poa pratensis*, *Lathyrus pratensis*, *Galium verum*, *G. rubioides*, *Dactylis glomerata*	90—95	75—80
						Неудобряемый участок: удобрения перестали вносить последние 3 года	51	*Festuca pratensis*, *Poa pratensis*, *Lathyrus pratensis*, *Achillea millefolium*, *Cirsium arvense*, *Galium verum*, *G. rubioides*	70—75	40—45
Полидоминантный, сменнодоминантный ежегодно заливаемый среднепоемный луг центральной части поймы	За последние 10 лет заливался полыми водами ежегодно в среднем на 7—10 дней	Около 160	26.6	»	»	Удобряемый участок: азот и калий вносят в количестве 60—90 кг действующего вещества на 1 га весной и после первого скашивания	44	*Bromus inermis*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Geranium pratense*	80—85	80—85
						Неудобряемый участок: удобрения перестали вносить последние 3 года	46	*Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *Geranium pratense*	60—65	70—75

Примечание. Данные по поемности, уровню грунтовых вод, температуре и влажности почвы и режиму удобрений приведены по материалам Дединовской опытной станции по пойменному луговодству Всесоюзного института кормов (годовые отчеты, рукопись).

капывании растений, не нарушая их физической целостности. В ценозах с высоким общим проективным покрытием и высокорослым травостоем перед выкапыванием особей костра безостого удаляли с площадки надземную массу всех других видов. В ценозах с низкорослой растительностью и невысоким проективным покрытием (40—45%) особи костра безостого откапывали без предварительного удаления с площадок растений других видов.

Исследования показали (табл. 2; рис. 2), что внесение удобрений оказывает многостороннее влияние на ценопопуляции костра безостого. Оно проявляется в изменении их численности, строении возрастных спектров, жизненности. В большей или меньшей степени все изученные ценопопуляции костра безостого различаются между собой по численности, что определяется как влиянием удобрений, так и экологическими условиями. В ценозах, где действие разносторонних неблагоприятных факторов (отсутствие удобрений, худший режим увлажнения в течение вегетационного сезона и др.) совпадает и имеет однонаправленный характер, ценопопуляции характеризуются минимальной численностью (табл. 2, неудобряемый ценоз в переходной части поймы). При действии благоприятных факторов (внесение удобрений, или внесение удобрений и лучший режим увлажнения) ценопопуляции костра безостого имеют более высокую численность (табл. 2, удобряемые ценозы в переходной и в центральной части поймы). Если же неблагоприятное действие одного или нескольких факторов в какой-то степени нивелируется благоприятным действием других, то ценопопуляции костра безостого в ряду численности занимают промежуточное положение (табл. 2, неудобряемый ценоз в центральной части поймы).

ТАБЛИЦА 2

Численность ценопопуляций *Bromus inermis*
(среднее число особей на площадке 0.5×0.5 м)

Возрастное состояние растений	Переходная от прирусловой к центральной часть поймы		Центральная часть поймы	
	удобряемый ценоз	неудобряемый ценоз	удобряемый ценоз	неудобряемый ценоз
Ювенильные растения	0	0	0	0.04
Имматурные	0.6	0.04	0.1	0.01
Взрослые вегетативные	2.8	0.4	1.0	0.2
Молодые генеративные средневозрастные	1.0	0	0.2	0.04
Генеративные	1.4	0.1	1.1	0.04
Старые генеративные	6.6	3.0	5.5	4.1
Субсенильные	8.9	5.0	8.0	6.9
Сенильные	5.0	1.9	4.7	4.5
Общая численность на площадке	26.3	10.4	21.2	15.8

Следует заметить, что в изученных сообществах ценопопуляции костра безостого в основном состоят из особей вегетативного происхождения. Семенные особи, т. е. особи с сохранившимся первичным кустом, встречаются в единичных случаях. Отсутствие семенных особей, очевидно, связано, во-первых, с малой эффективностью семенного размножения костра безостого в изученных ценозах, во-вторых, — с быстрым отмиранием первичного куста. Второе положение подтверждается нашими наблюдениями в культуре, которые показали, что у большинства особей костра безостого первичный куст отмирает во второй вегетационный сезон после посева и в результате распадения семенной особи формируется клон. К концу второго вегетационного сезона при весеннем сроке посева одновидовая ценопопуляция костра безостого в культуре состоит из особей вегетативного происхождения (Егорова, Борисова, 1978). Аналогичные сведения приводит Т. И. Серебрякова (1964).

Эффективность вегетативного размножения костра безостого, как показали исследования (Егорова, 1976), зависит от мощности и разветвленности размно-

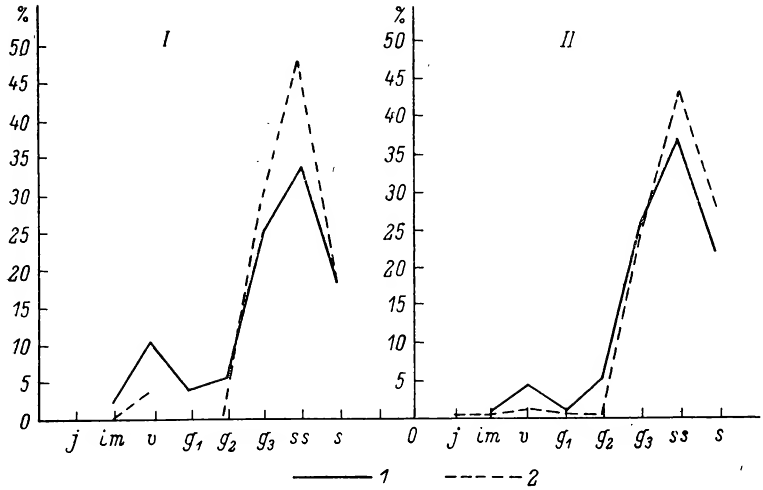


Рис. 2. Структура возрастных спектров *Bromus inermis* в пойменных ценозах р. Оки.

I — переходная часть поймы, *II* — центральная часть поймы. *1* — удобряемый ценоз, *2* — неудобряемый ценоз.

жающихся особей. Особи слаборазвитые (либо по причине старости, либо в результате низкой жизненности, или в результате обеих причин) формируют в среднем 1—2 парциальных куста в течение вегетационного сезона и, таким образом, только поддерживают свое существование. Возможности для вегетативного размножения у таких особей практически нет.

Все изученные ценопопуляции костра безостого достаточно полно представлены особями различных возрастных групп, в связи с чем в возрастных спектрах более или менее полно выражены как левая, так и правая части спектра, как правило, с двумя пиками. В том случае, когда удобрения в течение трех лет не вносились, сохранялись те же основные черты спектра. Эти факты свидетельствуют о том, что изменения в численности ценопопуляций наступают значительтельно быстрее, чем в структуре возрастных спектров при воздействии одних и тех же факторов и в течение одного срока. Однако относительное участие некоторых возрастных групп не осталось стабильным. Наибольшие изменения обнаруживаются у виргинильных растений, молодых и средневозрастных генеративных растений (рис. 2, табл. 2).

Мы считаем, что уменьшение абсолютной и относительной доли отдельных возрастных групп виргинильных растений на неудобряемых участках вызвано прежде всего пониженной способностью растений к вегетативному размножению в этих условиях в связи с резким падением здесь жизненного состояния особей всех возрастных состояний, в том числе и генеративных особей, у которых способность к вегетативному размножению наиболее выражена в оптимальных условиях развития (рис. 3, 4).

Уменьшение общего числа генеративных растений, видимо, обусловлено главным образом увеличением перерывов в цветении в группе старых генеративных растений.

Было установлено также большое влияние удобрений на жизненное состояние особей костра безостого всех возрастных состояний. За 3 года на неудобряемых участках средний вес особей уменьшился более чем в 2 раза по сравнению с особями тех же самых возрастных групп на удобряемых участках. И особенно большие изменения отмечены в группе сенильных растений, средний вес которых был в 4 раза меньше, чем средний вес сенильных растений на удобряемых участках. Аналогичные изменения были отмечены и в развитии подземных органов растений, хотя в количественном отношении они выражены несколько в меньшей степени по сравнению с надземными органами (рис. 3,4), что совпадает с литературными данными (Демин, 1971).

Резкое понижение жизненности особей костра безостого при отсутствии удобрений выражается в ослаблении их побегообразовательной способности,

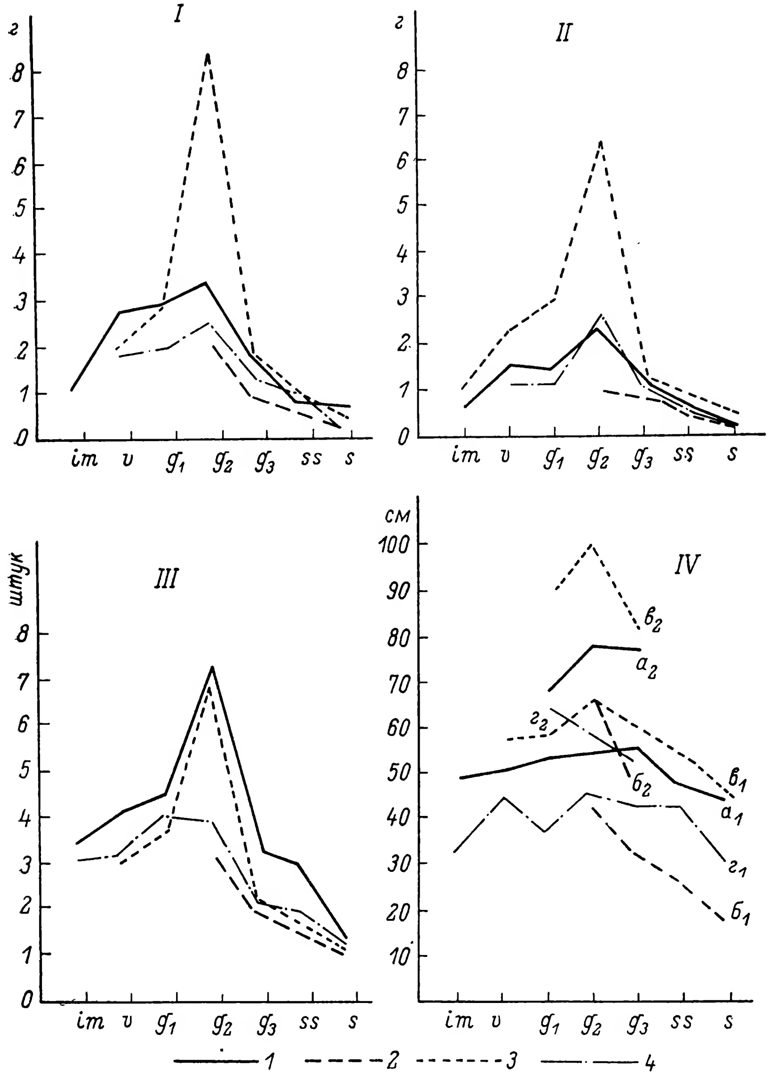


Рис. 3. Характеристика жизненного состояния *Bromus inermis* в пойменных ценозах р. Оки.

I — средний вес надземных органов особи костра безостого, *II* — средний вес подземных органов особи костра безостого, *III* — среднее число побегов в парциальном кусте, *IV* — средняя высота побегов ($а_1$—$г_1$ — вегетативных, $а_2$—$г_2$ — генеративных).

1 — удобряемый ценоз, *2* — неудобряемый ценоз переходной части поймы, *3* — удобряемый ценоз, *4* — неудобряемый ценоз центральной части поймы.

степени развития отдельных побегов (рис. 3). После того как в течение трех лет удобрения не вносили, число побегов на один парциальный куст сократилось в 2—3 раза. Побеги отличались низкорослостью и меньшей облиственностью,

Влияние жизненности особей костра безостого на структуру ценопопуляции было как прямым, так и косвенным — через изменение общей фитоценотической обстановки ценозов, поскольку при воздействии определенных факторов изменялось жизненное состояние всех компонентов ценозов, а не только костра безостого.

Прямое влияние жизненности особей костра безостого на структуру ценопопуляции заключалось в следующем. Понижение жизненности особей всех возрастных групп и особенно в генеративный период привело к заметному уменьшению эффективности вегетативного размножения, благодаря которому костер безостый обеспечивает свое устойчивое существование в ценозах при оптимальных условиях развития. В результате наблюдается сокращение обилия большинства возрастных групп и в первую очередь виргинильных растений. Это приводит как к сокращению численности, так и изменению возрастных спектров.

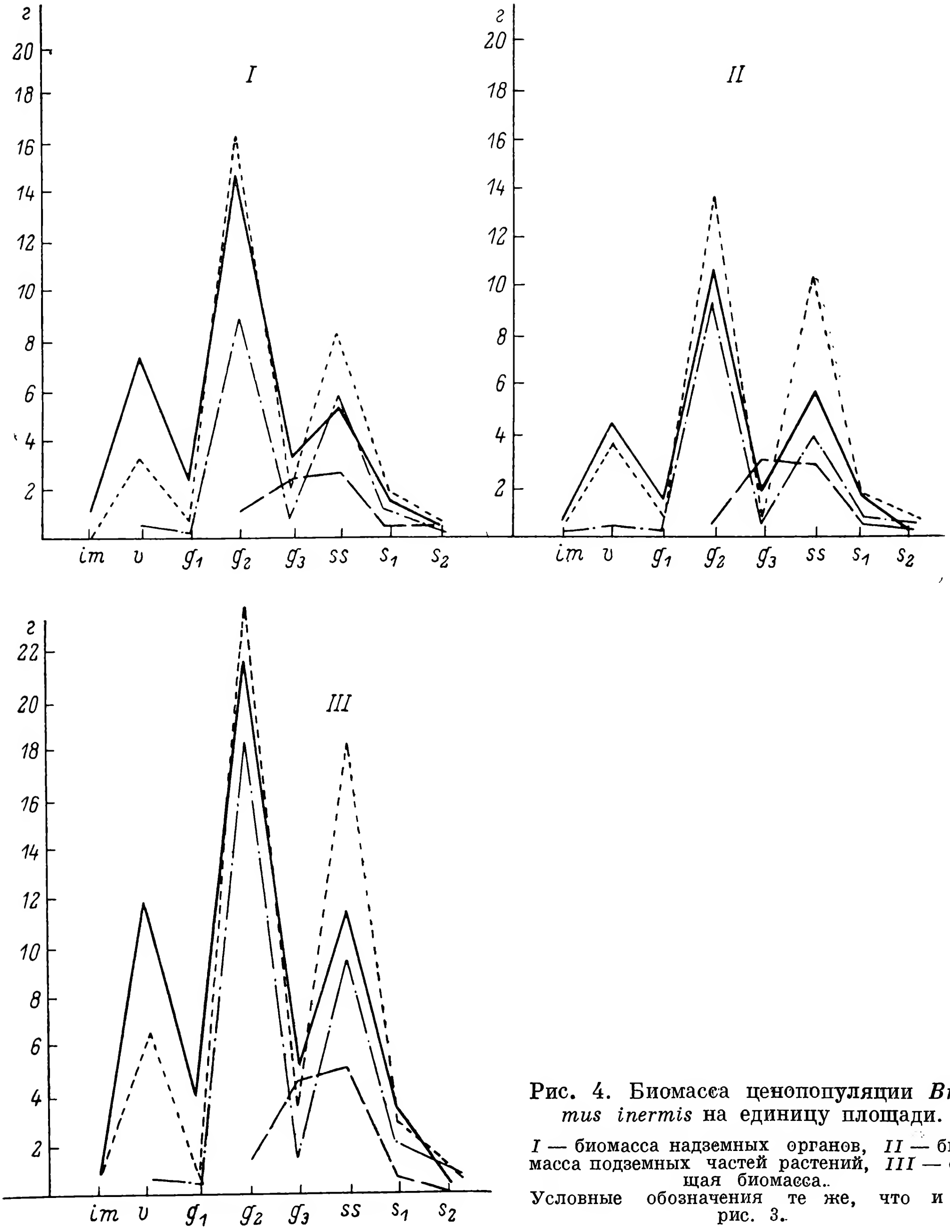


Рис. 4. Биомасса ценопопуляции *Bromus inermis* на единицу площади.

I — биомасса надземных органов, II — биомасса подземных частей растений, III — общая биомасса.
Условные обозначения те же, что и на рис. 3.

Изменение жизненности оказывает влияние на темп развития особей различных возрастных групп и в наибольшей степени — на стареющие особи. В результате понижения жизненности на неудобряемых участках наиболее заметно ускоряется развитие стареющих растений костра безостого, так как происходит совпадение действий факторов естественного старения и ухудшения условий существования. Ускорение темпа развития растений костра безостого на этом этапе развития обусловливает и более быстрый переход их из одного возрастного состояния в другое. Резкое понижение жизненности сенильных растений вызывает, очевидно, бо́льшую их гибель в этом возрастном состоянии, в связи с чем относительное и особенно абсолютное обилие их невелико в неудобряемых ценозах.

Повышенная смертность сенильных растений в совокупности со снижением эффективности вегетативного размножения на неудобряемых участках привели к резкому сокращению численности костра безостого (табл. 2). В литературе также есть сообщения об ускоренном развитии растений и их более интенсивном отмирании под влиянием неблагоприятных факторов (Работнов, 1950; Трулевич, 1960а, б; Воронцова, 1971).

Сходную картину мы наблюдали при анализе ценопопуляций *Dactylis glomerata* L. на неудобряемых сенокосах в переходной части поймы. При сопоставлении возрастных спектров популяций ежи сборной и костра безостого, изученных в одном и том же ценозе, обнаружилось, что при отсутствии удобрений в течение 3 лет в ценопопуляции ежи сборной также резко снизилась общая численность (почти вдвое) и наметились изменения в структуре возрастного спектра. В результате ухудшения условий питания наибольшие изменения были отмечены в группах виргинильных растений, субсенильных и сенильных. Однако в реакции ежи сборной на изменение режима питания были выявлены некоторые особенности, связанные с биологическими свойствами вида, размножающегося только семенным путем (Егорова, 1973).

Анализ популяций костра безостого и сопоставление с ценопопуляциями ежи сборной, изученными в тех же растительных сообществах, показывает, что внесение удобрений в естественных ценозах является сильным антропогенным фактором, коренным образом влияющим на структуру ценопопуляции видов в ценозе.

Из приведенных примеров видно, что воздействие экологоантропогенных факторов на структуру ценопопуляции видов осуществляется прежде всего через изменение жизненности особей, которое в дальнейшем оказывает непосредственное влияние на их размножение, обусловливает специфику темпа развития на различных этапах онтогенеза, скорость перехода растений из одного возрастного состояния в другое, а также продолжительность возрастных состояний и скорость отмирания особей в конце онтогенеза.

Взаимодействие всех перечисленных процессов и определяет в конечном итоге структуру ценопопуляции и ее динамику у видов в конкретных ценозах.

На удобряемых участках, где благодаря относительно высокому уровню жизненности растений костра безостого более или менее полно (коррелятивно) отрегулированы механизмы размножения, темпы развития и отмирания, возрастные спектры характеризуются полночленностью и наибольшим сходством между собой, а ценопопуляции отличаются повышенной численностью.

При понижении жизненности растений в результате воздействия неблагоприятных факторов нарушается коррелятивное взаимодействие механизмов размножения, темпов развития и отмирания, в связи с чем сокращается численность ценопопуляций и изменяется структура возрастных спектров.

В результате вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

1. Режим питания в естественных ценозах является сильным фактором, который не только оказывает влияние на весовое обилие вида, но коренным образом изменяет структуру ценопопуляции.

2. Изменения структуры ценопопуляции вида тесно связаны с изменением жизненности особей всех возрастных групп, темпом их развития и спецификой темпа развития на различных этапах онтогенеза, характером размножения и отмирания особей в конце онтогенеза.

3. Степень отрицательного или положительного влияния антропогенных факторов зависит от экологических условий.

ЛИТЕРАТУРА

Воронцова Л. И. (1971). Ценопопуляции типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и белой полыни (*Artemisia lercheana* Web.) в южной полупустыне Западного Прикаспия. Канд. дис., М. — Демин А. П. (1971). Подземная масса луговой растительности поймы р. Оки и воздействие на нее удобрений. Бюл. МОИП, отд. биол., 75, 6. — Егорова В. Н. (1973). Влияние режима хозяйственного использования на численность и возрастной спектр популяции ежи сборной на окских лугах. Бюл. МОИП, отд. биол., 78, 6. — Егорова В. Н. (1976) Большой жизненный цикл *Bromus inermis* Leyss. на пойменных лугах реки Оки. Бюл. МОИП, отд. биол., 81, 3. — Егорова В. Н. (1981). Влияние антропогенных факторов на флористический состав пойменных лугов Оки (Московская обл.). Раст. ресурсы, 17, 2. — Егорова В. Н., Борисова Н. Б. (1978). Сроки посева и урожай костра безостого. Вестн. с/х наук, 5. — Закономерности развития и взаимосвязей луговых биогеоценозов. (1977). Петрозаводск. — Работнов Т. А. (1950). Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. В кн.: Проблемы ботаники, 1. М., Наука. — Работнов Т. А. (1970). Некоторые закономерности влияния удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. Теоретические проблемы фито- и биогеоценологии. Тр. МОИП, 38. М. — Работнов Т. А. (1973). Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. М., Наука. — Серебрякова Т. И. (1964). Формирование куста и клона у костра безостого (*Bromus inermis* Leyss.). Бот. журн., 49, 1. — Трулевич Н. В. (1960а). Строение куста и состав популяций полыни тяньшанской в ряду пастбищной дигрессии. Уч. зап. фак. естеств. МГПИ им. В. И. Ленина, 4. — Трулевич Н. В. (1960б). Изучение возрастного состава популяции растений злаково-полынных пастбищ и охрана их продуктивности. В кн.: Вопросы географии, 48, М., Наука. — Уранов А. А. (1960). Жизненное состояние вида в растительном сообществе. Бюл. МОИП, отд. биол., 64, 3. — Ценопопуляции растений. Основные понятия и структура. (1976). М., Наука.

Московский государственный
педагогический институт им. В. И. Ленина.

Получено 11 IV 1979.

УДК 581.3 : 582.669.2

О. П. Камелина, Г. В. Яковлева

МЕГАСПОРОГЕНЕЗ И РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА У *DIANTHUS CARYOPHYLLUS (CARYOPHYLLACEAE)*

O. P. KAMELINA, G. V. YAKOVLEVA. MEGASPOROGENESIS AND DEVELOPMENT OF THE EMBRYO SAC IN *DIANTHUS CARYOPHYLLUS (CARYOPHYLLACEAE)*

У исследованного вида *Dianthus caryophyllus* семяпочка орто-кампилотропная, с двумя интегументами, крассинуцеллятная. Нуцеллус характеризуется массивной париетальной тканью и нуцеллярным колпачком, наличием крахмала. Мегаспорогенез завершается образованием линейной тетрады мегаспор, функционирующей является халазальная мегаспора. Зародышевый мешок развивается по типу Polygonum. Яйцевой аппарат дифференцирован, синергиды выполняют гаусториальную функцию, антиподы эфемерные. В центральной клетке зародышевого мешка накапливается значительное количество крахмала. Стадии развития эмбриональных структур сопоставлены с фенологическими фазами этого вида.

Сем. *Caryophyllaceae* достаточно полно изучено эмбриологически (Davis, 1966). Работы зарубежных и отечественных авторов, опубликованные в последующие годы, дополнили характеристику этого семейства (Турсунов, 1967, 1969, 1972, 1974, 1976; Турсунов, Матюнина, 1975, 1977, 1978, 1979; Турсунов, Савинова, 1977, 1979; Guignard, Mestre, 1967a, b; Longevialle, 1967, 1971; Vignon, Lebegue, 1969; Pal, Murty, 1972; Терзийски, 1974; Ramji, 1975, и др.).

Отдельные представители рода *Dianthus*, к которому относится и вид, ставший предметом нашего изучения, в разные годы исследовались эмбриологами. Так, Л. Д. Зафийовская (1939) описала развитие пыльцевого зерна и зародышевого мешка у представителей 7 родов сем. *Caryophyllaceae*, в том числе и у *D. arenarius* и *D. polymorphus*. K. Buell (1952a, b) проследила динамику накопления крахмала в тканях семяпочки в процессе ее развития и развития семени у *D. chinensis*. J.-L. Guignard (1963) изучил эмбриогенез у *D. armeria*, а A. Werner и M. Zenkteler (1973) — мегаспорогенез, гаметогенез и процесс оплодотворения у *D. amurensis*. Работа Е. И. Демьяновой и Н. В. Покатаевой (1977), изучавших функционально женские и обоеполые цветки *D. acicularis*, содержит сведения о микроспорогенезе у этого вида.

Однако вид, исследуемый нами — *D. caryophyllus* L. гвоздика ремонтантная, — ранее эмбриологически не изучался. Изучение же эмбриологии этого вида, который является одной из основных срезочных культур декоративного цветоводства закрытого грунта, оказалось необходимым в связи с задачами селекции. Точное знание фаз эмбрионального развития и увязка их с данными фенологии и антэкологии помогут селекционерам при выведении новых сортов путем воздействия на генотип растения физическими и химическими мутагенами, термическим шоком, колхицином и другими биологически активными веществами.

В настоящей статье приведены результаты исследования женских генеративных структур в сравнении с данными развития самого бутона и цветка у *D. caryophyllus.*

Материал и методика

Материал для исследования фиксировали в теплицах ОПХ НИИ горного садоводства и цветоводства (г. Сочи). Использовали фиксатор Карнуа. Одновременно с каждой фиксацией измеряли размеры бутона — длину и ширину, а в крупных бутонах — еще и степень его раскрытия и окраски лепестков. Обработку материала проводили по общепринятой эмбриологической методике. Толщина микротомных срезов — 10—15 мкм. Препараты окрашивали кислым гемалауном по Мейеру. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследования

Семяпочка. Развитие семяпочки у *D. caryophyllus* мы прослеживали с момента закладки на плаценте меристематического бугорка и до сформированной семяпочки на стадии зрелого зародышевого мешка. Нуцеллус первым возникает на плаценте в виде полушаровидного бугорка меристемы, вокруг него закладываются валики интегументов. Уже на стадии дифференциации мегаспороцита семяпочка начинает изгибаться на удлинившемся и широком фуникулусе и на стадии одноядерного зародышевого мешка приобретает кампилотропное положение (рис. 1, *1—3*). Семяпочка со зрелым зародышевым мешком — сидячая на широком коротком фуникулусе, орто-кампилотропная (согласно типологии М. И. Савченко, 1973) (рис. 1, *6*).

В развитии нуцеллуса можно отметить несколько фаз. Первая — до мейоза, характеризуется дифференциацией археспория, образованием мегаспороцита и подготовкой его к мейозу, в этот период масса нуцеллуса увеличивается незначительно, образуются первичные париетальные клетки и начинает развиваться нуцеллярный колпачок за счет деления эпидермы нуцеллуса в микропилярной части (рис. 2, *1—4*). Вторая фаза — после мейоза. В это время происходит интенсивный рост париетальной ткани, нуцеллярного колпачка, латеральных и халазальной частей нуцеллуса, так что формирующийся зародышевый мешок становится глубоко погруженным и окруженным массивным нуцеллусом (рис. 1, *4—6*). Нуцеллярный колпачок насчитывает до 5—8 слоев клеток (рис. 3, *1*). Париетальная ткань образуется из первичной париетальной клетки, первое деление которой чаще антиклинальное (рис. 2, *1*, 3). Последующие периклинальные деления образуют массивную многослойную (до 12 слоев клеток) париетальную ткань (рис. 3, *1*). Клетки в центральной части париетальной ткани, расположенные непосредственно над зародышевым мешком, удлиняются, вытягиваясь в радиальном направлении, как бы создавая проводниковую ткань, по которой пыльцевая трубка должна проходить к зародышевому мешку. После завершения митотических делений в зародышевом мешке, с началом дифференциации элементов в сформированном зародышевом мешке, наблюдается затухание митотической активности в клетках нуцеллуса. Рост его и увеличение объема идут в основном за счет роста и растяжения клеток. И, начиная со стадии одноядерного зародышевого мешка, в клетках нуцеллуса наблюдается значительное количество крахмала (рис. 3, *2—8*). Развитие массивного нуцеллуса характеризует семяпочку *D. caryophyllus* как крассинуцеллятную.

В семяпочке *D. caryophyllus*, как и у остальных представителей семейства, развиваются 2 интегумента. Оба тонкие, по 2 слоя клеток каждый, внутренний длиннее наружного, в районе микропиле он утолщается (рис. 1, *3—6*). Микропиле образуется только внутренним интегументом. Широкий проводящий пучок из фуникулуса подходит к халазе. На более поздних стадиях в нем дифференцируются кольчатые сосуды. Гипостаза в основании нуцеллуса выражена незначительно (рис. 1, *6*), представлена рядом клеток с утолщенными оболочками.

Мегаспорогенез. В субэпидерме нуцеллуса дифференцируется одна, реже две археспориальные клетки. Периклинальное деление археспориаль-

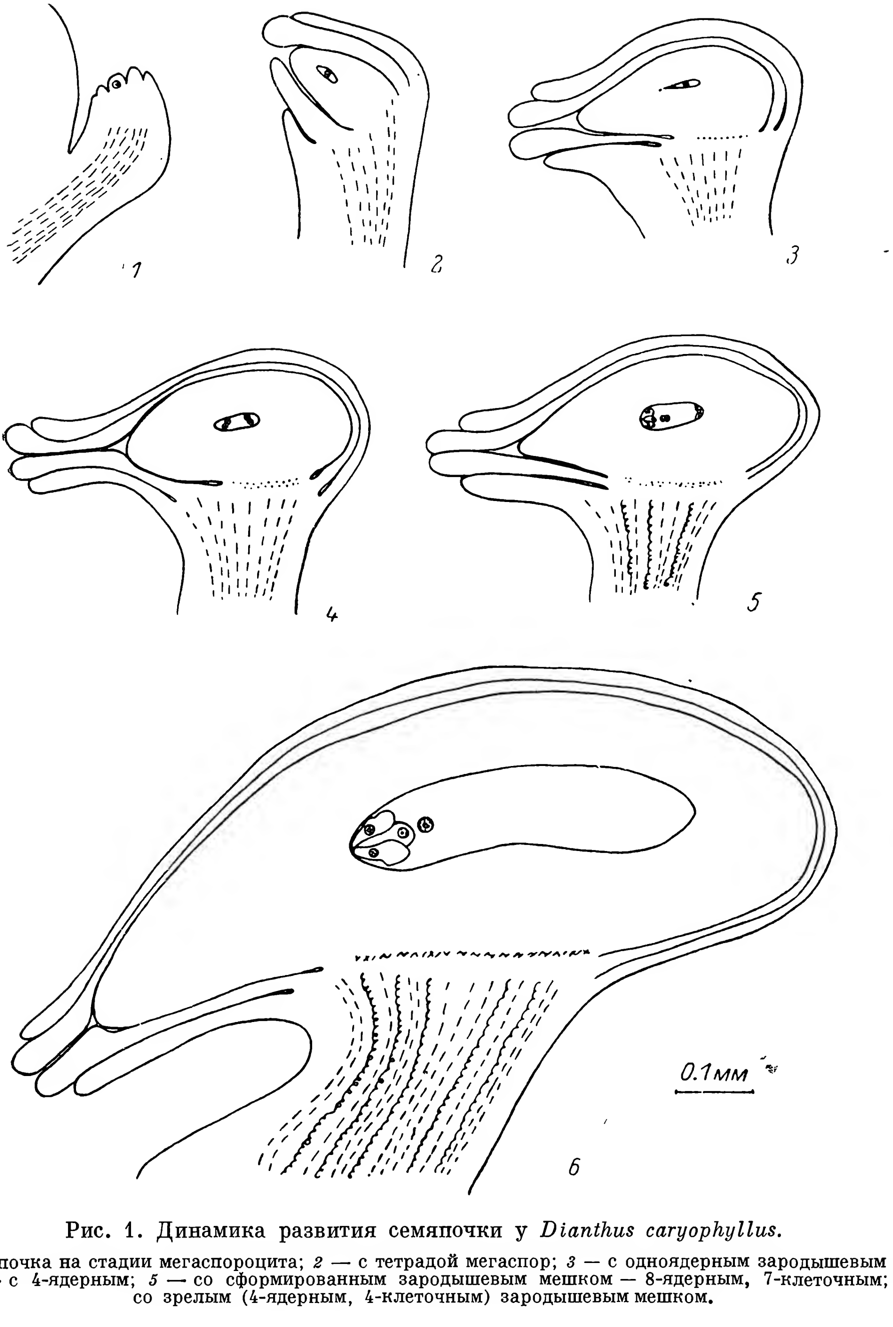


Рис. 1. Динамика развития семяпочки у *Dianthus caryophyllus*.

1 — семяпочка на стадии мегаспороцита; *2* — с тетрадой мегаспор; *3* — с одноядерным зародышевым мешком; *4* — с 4-ядерным; *5* — со сформированным зародышевым мешком — 8-ядерным, 7-клеточным; *6* — со зрелым (4-ядерным, 4-клеточным) зародышевым мешком.

ной клетки приводит к образованию первичной париетальной и спорогенной клеток (рис. 2, *1*, *2*). Последняя неспосредственно становится мегаспороцитом (рис. 2, *2*, *3*). К началу мейоза мегаспороцит и его ядро значительно увеличиваются в размерах, в густой цитоплазме появляются полисахариды и белки (рис. 2, *2*—*4*). В результате двух последующих делений мейоза, которые проходят без нарушений, образуется линейная тетрада мегаспор (рис. 2, *5*). Мегаспоры вначале почти все одинакового размера, но в дальнейшем халазальная мегаспора заметно увеличивается, а три микропилярные приостанавливаются в росте и постепенно дегенерируют. Халазальная мегаспора становится материнской клеткой зародышевого мешка (рис. 3, *1*).

Развитие зародышевого мешка соответствует Polygonum-типу и последовательно прослежено. В одноядерном зародышевом мешке овальной формы ци-

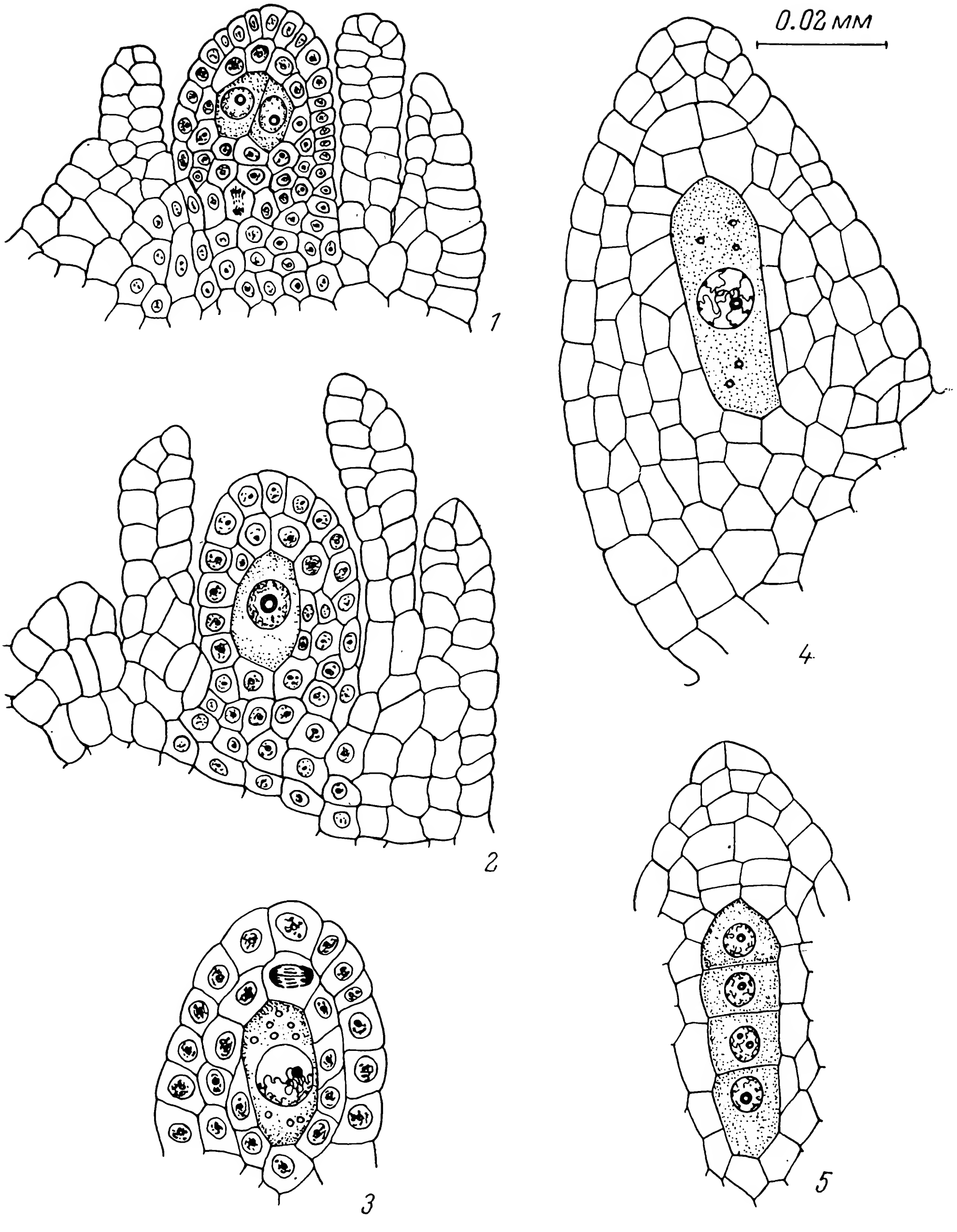


Рис. 2. Мегаспорогенез у *Dianthus caryophyllus*.

1 — нуцеллус с двумя спорогенными клетками, закладка интегументов; *2* — мегаспороцит; *3*, *4* — профаза мейоза в мегаспороците (*3* — стадия синапсиса, *4* — стадия пахитены); начало развития париетальной ткани (*1—4*) и нуцеллярного колпачка (*4*); *5* — тетрада мегаспор.

топлазма довольно густая, ядро крупное, расположено в центре клетки (рис. 3, *1*). В результате первого митоза образуется 2-ядерный зародышевый мешок, ядра которого расходятся по полюсам клетки, а между ними появляется крупная вакуоль (рис. 3, *2*). Второй митоз приводит к образованию 4-ядерного зародышевого мешка. В нем довольно густая цитоплазма сосредоточена у полюсов, окружает ядра, а центральная часть клетки занята крупной вакуолью (рис. 3, *3*). После третьего митоза образуется 8-ядерный зародышевый мешок с двумя группами по 4 ядра на противоположных полюсах (рис. 3, *4*), в котором очень быстро проходит клеткообразование, и зародышевый мешок становится 7-клеточным. Во время митозов рост зародышевого мешка, как и семяпочки, незначительный

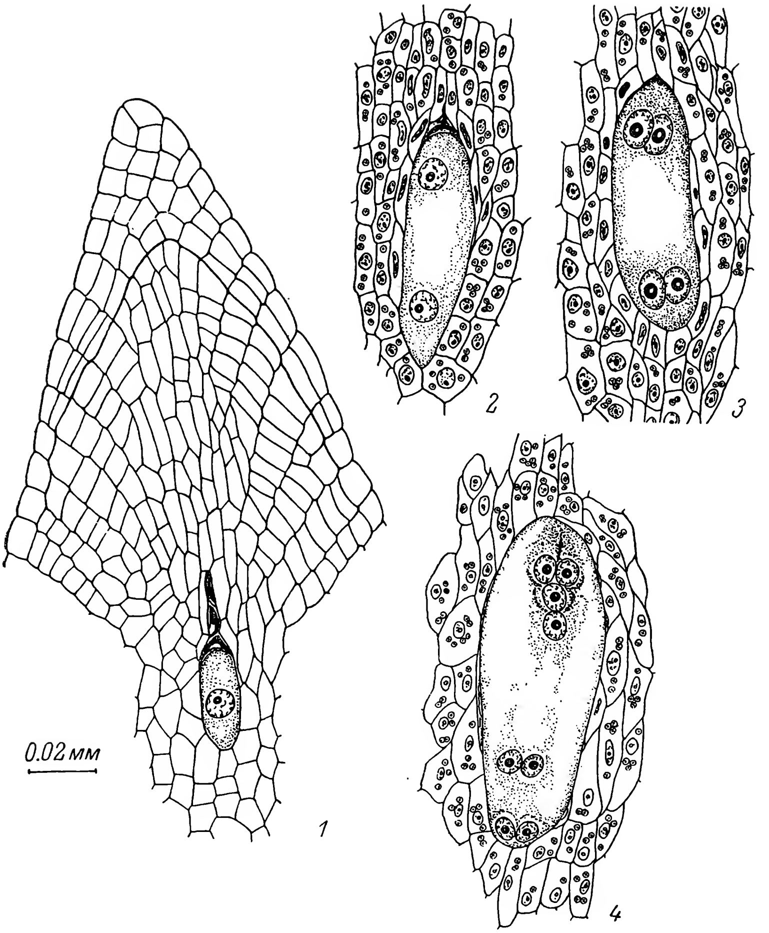


Рис. 3. Развитие зародышевого мешка у *Dianthus caryophyllus*.

1 — одноядерный зародышевый мешок, *2* — 2-ядерный, *3* — 4-ядерный, *4* — 8-ядерный зародышевый мешок, начало клеткообразования; *5* — сформированный зародышевый мешок, антиподы в свободноядерном состоянии; *6—8* — последовательные картины дифференциации яйцевого аппарата: *7*, *8* — зрелые зародышевые мешки (микропилярная часть).

(рис. 1, *3—5*; 3, *1—4*). Их интенсивный рост происходит во время созревания зародышевого мешка и дифференциации его элементов (рис. 1, *5*, *6*; 3, *5—8*). В яйцевом аппарате дифференциация клеток начинается с их вакуолизации. Синергиды вначале опережают в росте и развитии яйцеклетку. Их базальные концы вытягиваются и впоследствии внедряются в нуцеллус, ядра располагаются в центре клетки в густой цитоплазме, а в апикальной округлой части клетки появляются крупные вакуоли, синергиды приобретают грушевидную форму (рис. 3, *5*). Нитчатый аппарат в них отсутствует, но базальные концы синергид окрашиваются намного светлее, содержат нежную гомогенную цитоплазму (рис. 3, *6—8*). В процессе созревания зародышевого мешка структура синергид изменяется, что сказывается на их форме (иногда теряется округлость апикальных концов), состоянии ядер, которые обнаруживают признаки дегенерации, и составе цитоплазмы: в ней накапливаются полисахариды и белковые гранулы (рис. 3, *7*, *8*). Синергиды, очевидно, выполняют гаусториальную функцию и обеспечивают приток питательных веществ в зародышевый мешок во время его созревания, так как рано дегенерирующие и исчезающие антиподы эту функцию здесь выполнять не могут.

Яйцеклетка по мере роста зародышевого мешка постепенно увеличивается. Ее крупное ядро с большим ядрышком располагается в апикальной части клетки, а базальная занята крупной вакуолью. В густой цитоплазме накапливается крахмал (рис. 3, *5—8*).

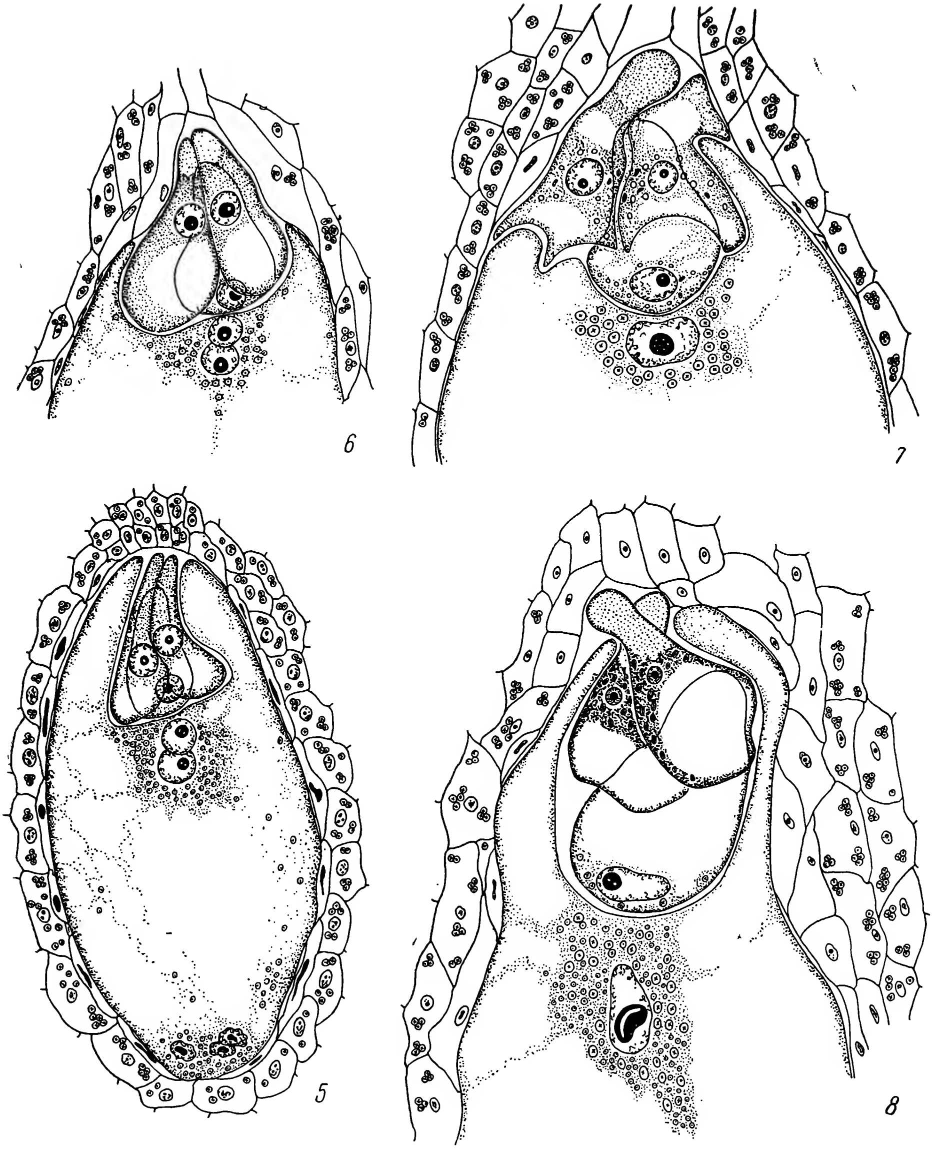


Рис. 3 (*продолжение*).

Антиподы — 3 небольшие клетки — чрезвычайно эфемерны. Иногда в сформированном зародышевом мешке встречаются свободные ядра антипод, не оформившиеся в клетки и уже дегенерирующие (рис. 3, *5*). В зрелом зародышевом мешке антиподы отсутствуют (рис. 1, *6*).

Центральная клетка зародышевого мешка наиболее интенсивно увеличивается по мере роста зародышевого мешка. Полярные ядра продолжительное время находятся в контакте вблизи яйцевого аппарата в густой цитоплазме. Их слияние происходит до оплодотворения, почти уже в зрелом зародышевом мешке. В цитоплазме центральной клетки, особенно вокруг ядра, имеется значительное количество крахмальных зерен (амилопластов). Цитоплазма в центральной клетке зрелого зародышевого мешка располагается неравномерно, в основном вокруг ядра и тонкими тяжами между крупными вакуолями и вдоль стенки зародышевого мешка (рис. 3, *7*, *8*). Зрелый зародышевый мешок 4-ядерный и 4-клеточный.

Сопоставление данных эмбриологического исследования с фенологическими наблюдениями

Зачаточные бугорки семяпочек появляются на плаценте при достижении бутонами размеров 12—13 мм дл. и 3.5—4 мм шир. Дифференциация археспория, образование спорогенных клеток происходят в более крупных бутонах (20×10.5 мм). Через двое суток в бутонах, достигших размеров 21×11 мм, наблюдается мейоз в мегаспороцитах. Далее в течение 4—5 суток бутоны увеличиваются до 27×16 мм, за это время в семяпочках происходят разрастание нуцеллуса, образование париетальной ткани, нуцеллярного колпачка, формируются одноядерные и 2-ядерные зародышевые мешки. В течение следующих суток быстро растущие лепестки заполняют бутон, чашелистики на верхушке бутона раздвигаются, обнажая начинающие окрашиваться лепестки. В семяпочках такого бутона обнаруживаются 4-ядерные зародышевые мешки. В еще закрытом бутоне с размерами 30×19 мм лепестки окрашены до половины длины, а семяпочки содержат 8-ядерные зародышевые мешки, в которых проходит клеткообразование. Дальнейший рост бутона и постепенное раскрывание цветка происходят во время дифференциации элементов зародышевого мешка и его роста. К моменту полного раскрытия цветка в крупных семяпочках наблюдаются зрелые зародышевые мешки с дифференцированным яйцевым аппаратом, центральным ядром, расположенным под ним в густой цитоплазме, в которой накапливается большое количество крахмала, и полностью дегенерировавшими и отсутствующими антиподами. В пыльниках в это время имеются зрелые 3-клеточные пыльцевые зерна.

Сравнение результатов проведенного нами исследования развития женских эмбриональных структур у *D. caryophyllus* с имеющимися в литературе данными по эмбриологии других видов рода *Dianthus* показало, что эмбриологические процессы у видов рода *Dianthus* протекают в основном идентично. Все авторы, изучавшие разные виды *Dianthus*, отмечают, что семяпочка у них с двумя тонкими интегументами, крассинуцеллятная, кампилотропная. Однако у исследованного нами вида тип семяпочки определяем как орто-кампилотропный. В развитии нуцеллуса семяпочки характерной чертой следует считать образование массивной париетальной ткани и нуцеллярного колпачка. В нашем материале в большинстве семяпочек дифференцируется одна археспориальная клетка, очень редко две, в то время как у *D. chinensis* (Buell, 1952a) и у *D. amurensis* (Werner, Zenkteler, 1973) очень часто дифференцируются 2 археспориальные клетки или даже 4 (у последнего вида). Авторы отмечают, что у этих видов вследствие многоклеточного археспория в одной семяпочке развиваются два зародышевых мешка. Подобного явления нам наблюдать не приходилось.

Развитие зародышевого мешка у всех видов *Dianthus* соответствует Polygonum-типу. Характерной особенностью являются дифференциация и специализация синергид и выполнение ими гаусториальной функции, которая, по Buell (1952b), заключается в способности синергид абсорбировать углеводы из окружающего нуцеллуса, вследствие чего крахмал накапливается в зародышевом мешке. Мы считаем, что такой специализации способствует и факт ранней дегенерации антипод. Зрелый зародышевый мешок у *D. caryophyllus* не 7-клеточный, а уже 4-клеточный из-за полного отсутствия к тому времени антипод.

Таким образом, у *D. caryophyllus* отмечены следующие особенности в развитии женских эмбриональных структур.

Семяпочка орто-кампилотропная, с 2 интегументами, крассинуцеллятная; характерны развитие массивной париетальной ткани и нуцеллярного колпачка, наличие крахмала в нуцеллусе.

Мегаспорогенез завершается образованием линейной тетрады мегаспор, функциональной становится халазальная мегаспора.

Зародышевый мешок развивается по типу Polygonum. Характерны ранняя дегенерация антипод, присутствие в яйцеклетке и центральной клетке крахмала.

Синергиды — специализированные структуры с врастающими в нуцеллус базальными концами — выполняют гаусториальную функцию в период созревания зародышевого мешка.

Семяпочки начинают формироваться в бутонах размерами 12—13×3.5—4 мм. В семяпочках полностью раскрытого цветка наблюдаются зрелые зародышевые мешки.

ЛИТЕРАТУРА

Демьянова Е. И., Покатаева Н. В. (1977). Некоторые данные о гинодиэции у *Dianthus acicularis* Fisch. (*Caryophyllaceae*). Бот. ж., 62, 10. — Зафийовская Л. Д. (1939). До эмбріології родини *Caryophyllaceae*. Тр. НИИ биол. Киев. гос. унив., 2. — Савченко М. И. (1973). Морфология семяпочки покрытосемянных растений. Л., Наука. — Терзийски Д. (1974). Въху някои особенности на ембриогените процеси и характера на полиембриионията при *Spergula arvensis* L. Генет. и селекция (НРБ), 7, 4. — Турсунов Д. Ю. (1967). Микроспорогенез и спермиогенез у мыльнянки лекарственной. ДАН УзССР, 10. Ташкент. — Турсунов Д. Ю. (1969). Биология цветения и цитоэмбриология видов «мыльного корня». Автореф. канд. дис. Ташкент. — Турсунов Д. Ю. (1972). Развитие женского гаметофита у мыльнянки лекарственной. ДАН УзССР, 3. Ташкент. — Турсунов Д. Ю. (1974). Развитие женской генеративной сферы у колючелистника качимовидного — *Acanthophyllum gypsophiloides* Rgl. В кн.: Морфологические особенности дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент, Фан. — Турсунов Д. Ю. (1976). Развитие мужской генеративной сферы у *Acanthophyllum gypsophiloides* Rgl. В кн.: Биологические и морфологические особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент, Фан. — Турсунов Д. Ю., Матюнина Т. Е. (1975). Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита у *Acanthophyllum krascheninnicovii* Schischk. и *A. elatius* Bge. В кн.: Перспективные сапониноносные растения и опыт их культуры. Ташкент, Фан. — Турсунов Д. Ю., Матюнина Т. Е. (1977). Развитие женской генеративной сферы у колючелистника крашенинникова — *Acanthophyllum krascheninnikovii* Schischk. и колючелистника высокого — *A. elatius* Bge. В кн.: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент, Фан. — Турсунов Д. Ю., Матюнина Т. Е. (1978). О строении стенки пыльника у некоторых представителей рода *Acanthophyllum* C. A. Mey. В кн.: Эколого-биологические особенности важнейших сырьевых растений в культуре. Ташкент, Фан. — Турсунов Д. Ю., Матюнина Т. Е. (1979). Развитие мужской генеративной сферы *Acanthophyllum subglabrum* Schischk. и *Acanthophyllum leiostegium* Vved. В кн.: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент, Фан. — Турсунов Д. Ю., Савинова Г. Ю. (1977). Процесс оплодотворения у *Acanthophyllum elatius* Rgl. и *A. krascheninnikovii* Schischk. В кн.: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент, Фан. — Турсунов Д. Ю., Савинова Г. Ю. (1979). Эндоспермо-эмбриогенез у колючелистника железистого. В кн.: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана, Ташкент, Фан. — Buell K. M. (1952a). Developmental morphology in *Dianthus.* Structure of the pistil and seed development. Amer. J. Bot., 39, 3. — Buell K. M. (1952b). Developmental morphology in *Dianthus.* 2. Starch accumulation in ovule. Amer. J. Bot., 39, 6. — Davis G. (1966). Systematic embryology of the Angiosperms. N. Y. etc. — Guignard J.-L. (1963). Embryogénie des Caryophyllacées. Développement de l'embryon chez le *Dianthus armeria* L. C. r. Acad. Sci. Paris, 256, 3. — Guignard J.-L., Mestre J.-Ch. (1967a). Embryogénie des Caryophyllacées. Développement de l'embryon chez le *Silene armeria* L. C. r. Acad. Sci. Paris, 264, 7. — Guignard J.-L., Mestre J.-Ch. (1967b). Embryogénie des Caryophyllacées. Développement de l'embryon chez le *Cerastium pumilum* Curt. C. r. Acad. Sci. Paris, 265, 1. — Longevialle M. (1967). Embryogénie des Caryophyllacées. Développement le l'embryon chez le *Cucubalus baccifer* L. C. r. Acad. Sci. Paris, 264, 2. — Longevialle M. (1971). Embryogénie des Caryophyllacées. Développement de l'embryon chez le *Honkenya peploides* Ehrh. Etude d'embryons extraits. C. r. Acad. Sci. Paris, 273, 22. — Pal S., Murty Y. S. (1972). Structure and development of female gametophyte and embryo in *Stellaria aquatica* Scop. J. Ind. Bot. Soc., 51, 3—4. — Ramji M. V. (1975). Histology of growth with regard to embryos and apical meristems in some angiosperms. I. Embryogeny of *Stellaria media.* Phytomorphology, 25, 2. — Vignon F., Lebegue A. (1969). Embryogénie des Caryophylacées. Développement de l'embryon chez le *Cerastium obscurum* Chaub. C. r. Acad. Sci. Paris, 268, 4. — Werner A., Zenkteler M. (1973). The embryo sac development and fertilization in *Dianthus amurensis* Jacq. Bul. Soc. amis. sci. et lett. Pozn., D 14.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Научно-исследовательский институт
горного садоводства и цветоводства,
Сочи.

Получено 30 I 1981.

УДК 582.251.4 (477.75)

З. И. Ветрова

ОБ ИЗМЕНЕНИИ ФЛОРЫ ЭВГЛЕНОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ КРЫМА ЗА ПОСЛЕДНИЕ 15 ЛЕТ

Z. I. VETROVA. ON THE CHANGES IN THE FLORA OF *EUGLENOPHYTA* OF THE CRIMEA DURING THE LAST 15 YEARS

На основании сравнительных исследований флоры эвгленовых водорослей Крыма в 1963, 1969, 1975, 1978 гг. показаны особенности распределения видового состава по различным типам водоемов и ботанико-географическим районам. Установлен факт заметного увеличения видового разнообразия эвгленовых от 1963 к 1978 г., особенно в водоемах степной части Крыма, в чем немаловажная роль отводится антропогенному воздействию. Отмечена закономерность постепенного обеднения флоры эвгленовых в водоемах в зависимости от высоты над уровнем моря. Приводится полный флористический состав эвгленовых водорослей, обнаруженных на территории исследуемого региона. Полученные данные позволяют заключить, что в настоящее время флора эвгленовых Крыма более или менее стабилизировалась и последующие исследования вряд ли внесут существенные изменения в ее систематическую структуру.

Летом 1963 г. мы провели первую экспедицию в Крым для сбора альгологического материала из различных типов водоемов. В то время сведения об эвгленовых водорослях этого района были весьма скудны (Галаджиев, 1927; Воронихин, 1932; Христюк, 1947). К сожалению, П. П. Христюк, много лет работавший над изучением альгофлоры Крыма, не публиковал работ, содержащих флористические списки. Поэтому в задачу наших первоначальных исследований входило провести сборы и обработку альгологического материала, необходимого для инвентаризации видового состава эвгленовых водорослей. Всего было собрано 229 проб (планктонные, бентосные, пленки на поверхности воды, на влажной почве у водопадов и у берегов водоемов, различные обрастания) из 13 рек, 37 эфемерных водоемов, 18 прудов, 6 озер.

ТАБЛИЦА 1

Распределение эвгленовых водорослей в различного типа водоемах Крыма в 1963 г.

Род	Реки	Пруды	Эфемерные водоемы
Trachelomonas	9	9	8
Strombomonas	1	1	1
Euglena	7	14	15
Lepocinclis	2	2	1
Phacus	8	8	7
Peranema	—	1	1
Heteronema	—	1	1
Entosiphon	—	1	1
Всего видов . . .	27	37	35

Примечание. В озерах эвгленовые водоросли не обнаружены.

ТАБЛИЦА 2

Распределение эвгленовых водорослей по ботанико-географическим районам Крыма в 1963 г.

Род	Полынная Степь	Крымская Степь	Крымская Лесостепь	Горный Крым	Южный Крым
Trachelomonas	2	3	8	3	3
Strombomonas	1	1	1	—	—
Euglena	3	3	12	2	3
Lepocinclis	—	—	2	1	—
Phacus	1	1	9	—	1
Peranema	—	—	1	—	1
Heteronema	—	—	1	—	—
Entosiphon	—	—	1	—	—
Всего видов . . .	7	8	35	6	8

В результате обработки проб обнаружен 41 вид эвгленовых водорослей, представленных 56 разновидностями и формами, относящимися к 8 родам. Наиболее богато по видовому составу представлены роды *Euglena* Ehr. (23), *Trachelomonas* Ehr. (16) и *Phacus* Duj. (11), другие — *Lepocinclis* Perty, *Strombomonas* Defl., *Peranema* Duj., *Heteronema* Duj. emend. Stein и *Entosiphon* Stein — видовым разнообразием не отличались.

В исследованных нами водоемах наибольшее число видов встречалось в прудах (37) и эфемерных водоемах (35). Доминирующее положение занимал род *Euglena* (табл. 1). В реках было обнаружено 27 видов, из которых *Trachelomonas komarovii* впервые обнаружен на территории Крыма. Указывалось, что крымские реки отличаются бедной флорой эвгленовых и удельный вес последних в альгофлоре по сравнению с другими отделами водорослей невысок (Асаул, 1966). В озерах эвгленовые не встречались.

Сравнение видового состава водорослей всех ботанико-географических районов Крымского полуострова (Зеров, 1964) показало, что большинство найденных видов приходится на Крымскую Лесостепь (35), в остальных районах обнаружено по 6—8 видов (табл. 2).

Следующая экспедиция в Крымскую область была проведена летом 1969 г. Было обследовано 25 рек, 29 эфемерных водоемов, 8 озер и водохранилищ и 8 прудов. Следует отметить, что в эту и две последующие экспедиции (1975, 1978 гг.), проводившиеся нами в основном по одному маршруту, было собрано меньше проб (175 : 180 : 182 соответственно), чем в 1963 г., в связи с тем, что не брались пробы всевозможных обрастаний, в нецелесообразности сбора которых для изучения эвгленовых мы убедились в первый год исследований. По многим не зависящим от нас причинам не всегда удавалось обследовать одни и те же водоемы. Однако общее их количество и объем собранных проб в них во все годы были вполне сопоставимы. Поэтому мы сочли возможным использовать эти материалы для исследования флоры эвгленовых в сравнительном плане. Во всех случаях пробы изучали в живом и фиксированном состояниях. В результате обработки материала, собранного в 1969 г., было определено 57 видов, представленных 79 разновидностями и формами, основное число которых относится к родам *Euglena* (31), *Phacus* (17), *Trachelomonas* (17). Группа бесцветных эвгленовых водорослей оказалась представленной тремя видами — *Peranema trichophorum*, *Heteronema hexagonum*, *Entosiphon sulcatum*.

ТАБЛИЦА 3

Распределение эвгленовых водорослей в различного типа водоемах Крыма в 1969 г.

Род	Реки	Пруды	Эфемерные водоемы	Озера
Trachelomonas	6	3	4	5
Strombomonas	1	2	4	1
Euglena	10	15	19	7
Lepocinclis	2	—	4	1
Phacus	7	5	7	4
Colacium	—	1	—	—
Peranema	—	—	1	—
Heteronema	1	—	—	—
Entosiphon	—	1	1	—
Всего видов . .	27	27	40	18

ТАБЛИЦА 4

Распределение эвгленовых водорослей по ботанико-географическим районам Крыма в 1969 г.

Род	Полынная Степь	Крымская Степь	Крымская Лесостепь	Горный Крым	Южный Крым
Trachelomonas	3	4	9	4	5
Strombomonas	1	—	5	—	—
Euglena	5	8	23	3	4
Lepocinclis	—	1	5	—	3
Phacus	2	4	8	2	1
Colacium	—	—	—	1	—
Peranema	—	1	1	—	—
Heteronema	—	—	1	—	—
Entosiphon	1	1	1	—	—
Всего видов . . .	12	19	53	10	13

Было установлено, что каждый тип водоемов характеризовался определенным флористическим комплексом, наличием видов, обусловливающих его специфику, — различным количественным соотношением видов доминирующих родов (табл. 3). Из 57 видов 7 были общими для всех исследуемых водоемов: *Trachelomonas volvocina*, *T. intermedia*, *T. oblonga*, *Euglena tripteris*, *E. proxima*, *E. spirogyra*, *Phacus curvicauda*. Наиболее богатым видовым составом отличались эфемерные водоемы. В них было обнаружено 40 видов, представленных 53 разновидностями и формами, относящимися преимущественно к сем. *Euglenaceae*. Род *Euglena* — ведущий (42.3% всего числа найденных водорослей). Такие виды, как *Euglena proxima*, *E. acus*, *E. deses* и *E. sanguinea*, встречались в некоторых водоемах в больших количествах, образуя на влажных берегах или на поверхности воды пленки зеленого или желто-зеленого цвета. Второе место по числу видов занимал род *Phacus*. Довольно высокой численности достигали *Phacus caudatus*, *Ph. pleuronectes*, *Ph. curvicauda*. Из рода *Trachelomonas* в значительных количествах встречались *T. volvocina*, *T. oblonga* и *T. hispida*. Другие виды зарегистрированы изредка и единично. Роды *Strombomonas*, *Lepocinclis*, *Peranema* и *Entosiphon* не отличались ни видовым разнообразием, ни частотой встречаемости.

В прудах было найдено 27 видов эвгленовых водорослей, представленных 33 разновидностями и формами, среди которых преобладал род *Euglena* (почти 50% общего числа). Наивысшего количественного развития достигали *Euglena acus*, *E. proxima*, *E. spirogyra*. Остальные виды были представлены более бедно. Такие виды, как *Euglena obtusa*, *E. pisciformis*, *E. ehrenbergii*, *E. sateles* и *Colacium vesiculosum*, отмечены только в прудах.

В озерах обнаружено 18 видов, представленных 23 разновидностями и формами, среди которых, как и в предыдущих водоемах, доминировали эвглены. Наибольшее число видов установлено в оз. Сиваш у с. Утиное Нижнегорского р-на. Здесь найдено 12 видов, из которых довольно часто встречались *Euglena viridis* и *E. proxima*; остальные виды — изредка, как, например, *Strombomonas asymmetrica*, или единично. В озерах Донузлав, Джарылгач и Сасык эвгленовые не обнаружены.

В исследованных реках было обнаружено 27 видов, представленных 34 разновидностями и формами. Доминирующее место занимали роды *Euglena*, *Phacus* и *Trachelomonas* (соответственно 10 : 7 : 6 видов). Наиболее часто встречались *Trachelomonas volvocina*, *T. hispida* с разновидностью var. *volicensis*, *Euglena proxima*. Остальные виды отмечены изредка и единично.

При сравнении флоры эвгленовых различных ботанико-географических районов оказалось, что наиболее разнообразный видовой состав был зарегистрирован в Крымской Лесостепи (53 вида), наименьшее число видов найдено в водоемах Горного Крыма (10) (табл. 4). Нами была установлена закономерность постепенного обогащения видового состава в направлении Полынная Степь—Крымская Степь—Крымская Лесостепь, а затем наблюдалось уменьшение числа видов в районах Горного и Южного Крыма (Асаул, Блейх, 1971). Так, в условиях Горного Крыма по сравнению с Крымской Лесостепью число видов *Euglena* меньше почти в 8 раз, видов *Phacus* — в 4, видов *Trachelomonas* — более чем в 2 раза. Роды *Strombomonas* и *Lepocinclis* не были представлены. Аналогичную закономерность обеднения флоры эвгленовых водорослей с увеличением высоты над уровнем моря мы наблюдали в Украинских Карпатах (Асаул, 1969). По материалам, собранным в Крыму в 1969 г., нами описан новый для науки вид *Heteronema fusiforme* Vetrova (Ветрова, 1981).

Сборы летней экспедиции 1975 г. (180 проб из 25 рек, 24 эфемерных водоемов, 14 прудов, 6 озер, 3 водохранилищ) по сравнению с предыдущими годами оказались богаче и разнообразнее. Во-первых, зарегистрировано большее число видов (98 видов, представленных 114 разновидностями и формами). Особенно богатыми были водоемы степной части Крыма, в которых зарегистрировано гораздо больше видов, чем в предыдущие годы. Например, в Полынной Степи в 1975 г. обнаружено эвгленовых в 5 раз больше, чем в 1963 г. и в 3 раза больше, чем в 1969 г. (см. табл. 2, 4, 6). Во-вторых, имелись редкие и новые для Крыма и вообще для Советского Союза флористические находки. Так, 35 видов, разновидностей и форм в Крыму были обнаружены впервые, 5 из них впервые приводились для Украины, 3 — для Советского Союза (*Astasia torta*, *A. granulata* и *Heteronema polymorphum*). Кроме того, 2 вида (*Astasia gracilis* и *Heteronema tauricum*) описаны как новые для науки (Ветрова, 1977). Распределение эвгленовых водорослей по типам водоемов в 1975 г. оказалось несколько иным, чем было в 1969 г. (ср. табл. 3 и 5). Наибольшим числом видов отличались реки, пруды и эфемерные водоемы, наименьшим — озера и водохранилища. Надо подчеркнуть, что реки Горного и Южного Крыма, как и в предыдущие годы, были бедны эвгленовыми водорослями (от 3 до 8 видов). Самое большое видовое разнообразие обнаружено в реках равнинной части Крыма, особенно Салгир, Воронцовка, Чатырлык и Биюк-Карасу (от 15 до 28). Увеличение видового состава в реках произошло главным образом за счет представителей родов *Strombomonas* (в 7 раз по сравнению с 1969 г.), *Euglena* (более чем в 1.5 раза) и группы бесцветных эвгленовых водорослей (в 13 раз). В прудах больших изменений в видовом составе за этот период не наблюдали. Уменьшение числа видов в эфемерных водоемах за период 1969—1975 г., как показали исследования, произошло за счет видов рода *Euglena*, а в озерах — за счет родов *Euglena* и *Phacus*. Было отмечено, что почти во всех типах водоемов первое место по числу видов занимал род *Euglena*.

Что касается распределения эвгленовых по ботанико-географическим районам, то следует указать на довольно значительное увеличение видового состава в степной части Крыма (ср. табл. 2 и 6), чего мы не наблюдали в 1963 г. Но уже в 1969 г. здесь было обнаружено в 3 раза больше видов, чем в 1963 г. Крымская Лесостепь во все годы исследований была наиболее богатой эвгленовыми водорослями. Снова подтвердилась установленная нами ранее закономерность постепенного обеднения флоры эвгленовых с продвижением в горы.

ТАБЛИЦА 5

Распределение эвгленовых водорослей в различного типа водоемах Крыма в 1975 г.

Род	Реки	Пруды	Эфемерные водоемы	Озера	Водохранилища
Trachelomonas	10	7	7	3	3
Strombomonas	7	3	5	—	2
Euglena	17	10	9	5	1
Lepocinclis	3	3	—	1	—
Phacus	8	6	5	1	1
Colacium	—	1	—	—	—
Astasia	3	1	2	—	—
Peranema	4	3	3	—	—
Heteronema	5	1	—	—	—
Entosiphon	—	—	1	—	—
Petalomonas	1	—	—	—	—
Всего видов. . .	58	34	33	10	7

ТАБЛИЦА 6

Распределение эвгленовых водорослей по ботанико-географическим районам Крыма в 1975 г.

Род	Полынная Степь	Крымская Степь	Крымская Лесостепь	Горный Крым	Южный Крым
Trachelomonas	6	7	8	2	6
Strombomonas	7	4	5	—	—
Euglena	7	7	17	7	3
Lepocinclis	2	3	2	—	—
Phacus	7	6	7	5	3
Colacium	—	—	1	—	—
Astasia	2	1	3	—	—
Peranema	3	3	4	—	1
Heteronema	2	2	6	—	—
Entosiphon	—	1	—	—	—
Petalomonas	—	—	1	—	—
Всего видов. . .	36	34	54	14	13

Аналогичные результаты мы получили и после обработки материалов, собранных во время экспедиционных исследований 1978 г. (182 пробы из 25 рек, 22 эфемерных водоемов, 15 прудов, 6 озер и 3 водохранилищ), с той лишь разницей, что флора эвгленовых Крыма пополнилась новыми видами и формами: *Eutreptia lanowii*, *E. viridis*, *Menoidium tortuosum*, *Trachelomonas curta* f. *punctata*, *T. intermedia* f. *papillifera* (табл. 7). Некоторые виды выпали из флоры и в 1978 г. не встречались, но в общем можно сказать, что в настоящее время флора эвгленовых водорослей Крыма более или менее стабилизировалась и последующие исследования вряд ли будут богаты новыми находками.

Повышенное видовое разнообразие эвгленовых водорослей в степной части Крыма мы связываем со строительством на этой территории крупной оросительной системы. До пуска в эксплуатацию Северо-Крымского канала видовой состав степной части был скуден и однообразен. В настоящее время флора эвгленовых степного Крыма гораздо богаче, разнообразнее, число местонахождений многих видов значительно повысилось. Заметное обогащение флористического состава, очевидно, произошло за счет тех видов, которые были доставлены сюда по каналу вместе с днепровской водой. О том, что это предположение верно, свидетельствуют находки в водоемах степного Крыма многих видов, особенно *Strombomonas*, *Euglena* и *Astasia*, ранее известных из бассейна Днепра.

Таким образом, за последние 15 лет флора эвгленовых водорослей изменялась в сторону постепенного обогащения видами и в этом немаловажную роль сыграл

ТАБЛИЦА 7

Флористический состав эвгленовых водорослей Крыма

Вид	Годы			
	1963	1969	1975	1978
Trachelomonas volvocina Ehr. var. *volvocina*	+	+	+	+
var. *derephora* Lemm.	+	+	+	+
var. *papillata* Lemm.	—	+	+	—
var. *punctata* Playf.	—	+	+	+
var. *papillato-punctata* Skv.	—	+	+	—
var. *subglobosa* Lemm.	+	+	+	+
T. curta da Cunha f. *punctata* (Skv.) Popova	—	—	—	+
T. dybovskii Dreź.	+	+	—	+
T. borodiniana Swir.	—	—	+	+
T. verrucosa Stokes	+	—	+	+
T. komarovii Skv.	+	—	—	—
T. intermedia Dang. f. *intermedia*	+	+	+	+
f. *papillifera* (Popova) Popova	—	—	—	+
T. granulosa Playf.	—	—	+	+
T. cylindrica Ehr. sec. Playf.	+	—	+	+
T. oblonga Lemm. var. *oblonga*	+	+	+	+
var. *punctata* Lemm.	+	+	+	+
T. hispida (Perty) Stein emend. Defl. var. *hispida*	+	+	+	+
var. *crenulatocollis* (Maskell) Lemm.	+	+	+	+
var. *volicensis* Dreź.	—	+	+	+
var. *coronata* Lemm.	—	—	+	—
T. abrupta Swir.	+	—	+	+
T. lacustris Dreź. emend. Balech var. *lacustris*	—	—	+	+
T. granulata Swir.	—	—	+	+
T. poltavica (Swir.) Skv.	—	+	+	+
T. scabra Playf. var. *scabra*	—	+	+	+
T. planctonica Swir. f. *planctonica*	+	+	+	+
T. similis Stokes f. *similis*	+	—	+	+
T. bulla Stein	+	—	+	+
T. dubia Swir.	—	+	+	+
T. bernardinensis W. Vischer emend. Defl.	—	—	+	+
Strombomonas borystheniensis (Roll) Popova	—	—	+	+
S. eurystoma (Stein) Popova f. *eurystoma*	—	—	+	+
S. acuminata (Schmarda) Defl.	+	+	+	+
S. deflandrei (Roll) Defl.	—	—	+	+
S. urceolata (Stokes) Defl. var. *urceolata*	—	+	+	+
S. planctonica (Wolosz.) Popova. f. *planctonica*	—	—	+	+
S. fluviatilis (Lemm.) Defl. var. *fluviatilis*	—	+	+	+
S. asymmetrica (Roll) Popova	—	+	+	+
S. praeliaris (Palmer) Defl.	—	—	+	+
S. schauinslandii (Lemm.) Defl.	—	—	+	+
S. treubii (Wolosz.) Defl. var. *treubii*	—	—	+	—
Eutreptia viridis Ehr.	—	—	—	+
E. lanowii Steuer	—	—	—	+
Euglena viridis Ehr. f. *viridis*	+	+	+	+
E. oblonga Schmitz	—	+	+	—
E. sanguinea Ehr.	—	+	+	—
E. granulata (Klebs) Schmitz var. *polymorpha* (Dang.) Popova	+	+	+	+
E. caudata Hübner var. *caudata*	+	+	+	+
var. *minor* Defl.	+	—	—	—
E. obtusa Schmitz	—	+	+	+
E. gracilis Klebs f. *gracilis*	+	+	+	+
E. clara Skuja	—	—	+	+
E. pisciformis Klebs	+	+	+	+
E. variabilis Klebs	+	+	+	+
E. proxima Dang.	+	+	+	+
E. ehrenbergii Klebs	+	+	+	+
E. deses Ehr. f. *deses*	+	+	+	+
f. *intermedia* Klebs	+	+	+	+
f. *klebsii* Lemm.	+	+	+	+
E. sateles Brasl.-Spect.	—	+	+	—
E. mutabilis Schmitz	—	—	+	—
E. texta (Duj.) Hübner var. *texta*	—	+	+	+
E. pascheri Swir.	+	+	+	+
E. limnophila Lemm. var. *limnophila*	+	+	+	+
var. *swirenkoi* (Arnoldi) Popova	+	+	—	+

ТАБЛИЦА 7 (*продолжение*)

Вид	Годы			
	1963	1969	1975	1978
E. vagans Defl. var. *vagans*	—	+	+	+
var. *parva* P. Christ.	—	+	+	+
E. acus Ehr. var. *acus*	+	+	+	+
var. *minor* Hansg.	+	+	+	+
E. acauda (Swir.) Popova	—	+	+	+
E. pavlovskoënsis (Elenk. et V. Poljansk.) Popova	—	+	+	+
E. spirogyra Enr. var. *spirogyra*	+	+	+	+
var. *laticlavius* Hübner	+	+	—	—
E. oxyuris Schmarda f. *oxyuris*	+	+	+	+
E. bucharica I. Kissel.	—	—	+	—
E. tripteris (Duj.) Klebs var. *tripteris*	+	+	+	+
var. *crassa* Swir.	+	+	+	—
var. *major* Swir.	+	—	+	+
E. aculeata P. Christ.	—	+	+	—
Lepocinclis ovum (Ehr.) Lemm. var. *ovum*	+	+	+	+
L. ovum (Ehr.) Lemm. var. *dimidio-minor* Defl.	+	+	+	—
L. fusiformis (Carter) Lemm. var. *fusiformis*	—	+	+	+
L. playfairiana Defl.	—	+	+	+
L. steinii Lemm. var. *steinii*	—	+	+	+
L. elongata (Swir.) Conrad	—	+	+	+
Phacus striatus Francé	—	+	+	+
Ph. oscillans Klebs	+	+	+	+
Ph. skujae Skv.	—	+	+	+
Ph. curvicauda Swir.	+	+	+	+
Ph. anomalus Fritsch et Rich	—	—	+	+
Ph. alatus Klebs var. *alatus*	—	+	+	+
var. *lemmermannii* Swir.	—	+	—	+
Ph. fominii Roll	—	+	+	+
Ph. acuminatus Stokes var. *acuminatus*	+	+	+	+
Ph. pleuronectes (Ehr.) Duj. var. *pleuronectes*	+	+	+	+
var. *prunoides* (Roll) Popova	+	+	—	+
var. *hyalinus* Klebs	—	+	—	—
Ph. megapyrenoides Roll	—	—	+	—
Ph. triquetrus (Ehr.) Duj.	+	—	+	+
Ph. caudatus Hübner var. *caudatus*	+	+	+	+
var. *tenuis* Swir.	+	+	—	+
Ph. orbicularis Hübner var. *orbicularis*	+	—	+	+
Ph. lismorensis Playf.	—	—	+	—
Ph. longicauda (Ehr.) Duj. f. *longicauda*	+	+	+	+
f. *vix-tortus* I. Kissel.	—	+	—	+
var. *tortus* Lemm.	—	+	—	+
Ph. pyrum (Ehr.) Stein	+	+	+	+
Ph. globosus Pochm.	—	—	+	+
Colacium vesiculosum Ehr.	—	+	+	+
Astasia torta Pringsh.	—	—	+	+
A. klebsii Lemm.	—	—	+	+
A. granulata Pringsh.	—	—	+	+
A. dangeardii Lemm.	—	—	+	+
A. gracilis Vetrova	—	—	+	+
Menoidium tortuosum (Stokes) Senn	—	—	—	+
Peranema trichophorum (Ehr.) Stein	+	+	+	+
P. deflexum Skuja	—	—	+	+
P. macromastix Conrad	—	—	+	+
P. pleururum Skuja	—	—	+	+
P. curvicauda Skuja	—	—	+	+
P. hamatocaudatum Vetrova	—	—	+	+
Heteronema polymorphum Defl.	—	—	+	+
H. hexagonum (Playf.) Skuja	—	+	+	+
H. discomorphum (Playf.) Skuja	—	—	+	+
H. spirale Klebs	+	—	+	+
H. tauricum Vetrova	—	—	+	+
H. fusiforme Vetrova	—	—	+	+
Entosiphon sulcatum (Duj.) Stein	+	+	+	+
Petalomonas mediocanellata Stein	—	—	+	+
Всего видов	41	57	98	94
Всего таксонов	56	79	114	112

антропогенный фактор. По нашим подсчетам, на территории Крыма зарегистрировано 130 видовых и внутривидовых таксонов эвгленовых водорослей (табл. 7), относящихся к 5 семействам: *Euglenaceae* (113), *Peranemataceae* (13), *Eutreptiaceae* (2), *Menoidiaceae* (1) и *Petalomonadaceae* (1). Можно утверждать, что дальнейшие исследования если и внесут некоторые изменения в существующую систематическую структуру флоры эвгленовых водорослей, то эти изменения будут очень незначительны.

ЛИТЕРАТУРА

Асаул З. І. (1966). Евгленові водорості річок Кримської області. Укр. бот. ж., 23, 5. — Асаул З. І. (1969). Евгленові водорості ефемерних водойм Українських Карпат. Укр. бот. ж., 26, 3. — Асаул З. І., Блейх С. А. (1971). Флора евгленових водоростей Кримського півострова. Укр. бот. ж., 28, 4. — Ветрова З. І. (1977). Нові для науки види безбарвних евгленових водоростей. Укр. бот. ж., 34, 1. — Ветрова З. И. (1981). Новые виды эвгленовых водорослей из водоемов Карпат и Крыма. В кн.: Новости систематики высших и низших растений. Киев, Наукова думка. — Воронихин Н. Н. (1932). К познанию флоры и растительности водорослей пресных водоемов Крыма. Бот. ж., 18, 2.— Галаджиев М. (1927). Материалы к фауне *Protozoa* пресных вод окрестностей Севастополя. Тр. Крымск. н.-и. инст. гидробиол., 1, 2. — Зеров Д. К. (1964). Флора печіночних і сфагнових мохів України. Київ, Наукова думка. — Христюк П. П. (1947). Современная изученность альгофлоры пресных водоемов Крыма. Тр. Крымск. с.-х. инст., 2. Севастополь.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 25 II 1980.

УДК 551.8 (476)

И. Ф. Удра

ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ОБСТАНОВКИ ПОЛЕСЬЯ И ОКРУЖАЮЩИХ ЕГО РАЙОНОВ НА ОСНОВЕ БОТАНИЧЕСКИХ ДАННЫХ

I. F. UDRA. INTERPRETATION OF PALAEOGEOGRAPHICAL SITUATION OF POLESSYE AND THE NEIGHBOURING REGIONS ON THE BASIS OF BOTANICAL DATA

На основе ботанических индикаторов (древесных, кустарниковых, лианоподобных и травянистых видов) дается интерпретация палеогеографической обстановки Полесского региона в плейстоцене. Анализируя эколого-биологические особенности древних и реликтовых видов, характер ареала и учитывая произрастание некоторых этих растений на изолированной Словечанско-Овручской и других возвышенностях, мы выдвигаем положение о более умеренных палеоклиматических условиях в плейстоцене в данном районе, о возможности выживания относительно теплолюбивых видов растений в некоторых рефугиумах с третичного времени.

Современный характер ареала древних и редких видов растений, их особые биоэкологические свойства и жизненность дают возможность интерпретировать палеогеографическую обстановку определенного региона в четвертичное время.

Одним из таких индикационных видов является *Hedera helix* L. — единственная лазящая лиана из сем. *Araliaceae* со средиземноморско-атлантическим типом ареала, которая на Украине изредка встречается в западных районах. Этот вид довольно теплолюбив и растет в тенистых лесах по оврагам и балкам на богатых и достаточно влажных почвах. *H. helix* в основном приурочен к буковым или замещающим их на востоке ареала дубово-грабовым лесам. Его цветущие экземпляры, поднимающиеся по стволам деревьев до 25 м, чаще встречаются в районах с мягким океаническим климатом. В пределах СССР *H. helix* произрастает в основном в виде расползающихся по земле вегетирующих побегов, отдельные из которых изредка взбираются по стволам деревьев до высоты 1.5, реже — 3 м. Эти побеги нередко обмерзают. На восточном пределе своего ареала *H. helix* обычно не цветет или остается стерильным и размножается только вегетативным способом (Пояркова, 1950). Если же данный вид в более благоприятные годы и цветет, то поздно (сентябрь—октябрь), когда в континентальных районах уже наблюдаются заморозки, а формирование семян в таком случае у него и вовсе должно происходить при относительно низких температурах. Ввиду этого вероятность образования семян у данного вида весьма мала, что и приводит к сокращению его ареала. В материковой части Европы *H. helix* потенциально может плодоносить в окрестностях Львова (50° с. ш.), а в приморских районах Швеции плодоношение наблюдается намного севернее (58°57′ с. ш.) («Атлас распространения деревьев и кустарников в Польше», 1968). Соответственно степени континентализации климата распространены его предельно северные вегетирующие экземпляры: южнее — в Прибалтике, в районе Каунаса (около 55° с. ш.) и севернее — в Норвегии (60°35′ с. ш.). По некоторым данным, за последнее столетие *H. helix* во многих местах элиминировал из лесов (Hjalmar, 1961; Парфенов, 1967; Козловская, Парфенов, 1972), что, видимо, связано и с антропогенной деятельностью. Изложенные факты выявляют несоответствие между теплообеспеченностью и градиентами влажности территории произрастания *H. helix* у северной и восточной границ его регрессивного ареала с эволюционно обусловленной требовательностью данного вида к этим экологическим факторам.

В то же время существование *H. helix* в вегетирующем состоянии на пределе ареала в не свойственных для него елово-широколиственных или смешанных лесах в Прибалтике (Лукинас, 1967; Rebassoo, 1967; Talts, 1969), у западных границ БССР в Беловежской пуще (Парфенов, 1967) и особенно изолированное местопроизрастание его на Словечанско-Овручской возвышенности (Смик, 1965) являются показательными для интерпретации палеогеографической обстановки этого региона в плейстоцене и голоцене. Пониженная жизненность данного вида в указанных районах, его изолированное произрастание свидетельствуют, что расселение *H. helix* в этих направлениях проходило в какую-то более благоприятную для него эпоху, поэтому так важно выяснить вопрос о реликтовости *H. helix* в изолированных местах.

Многие палеоботаники и палеогеографы считают, что самые неблагоприятные условия для выживания широколиственных лесов в европейской части СССР были во время днепровского (рисского) оледенения. По их мнению, в этот период в приледниковых областях существовали тундровые и лесотундровые или же холодостойкие ксерофитные сообщества (Герасимов, Марков, 1941; Миняев, 1966; Махнач, 1971, и др.). В такой палеоклиматической обстановке *H. helix*, являющийся компонентом относительно тепло- и влаголюбивых сообществ, должен был бы отступить в пределы Средиземноморья. Учитывая биоэкологические свойства *H. helix* как древесной лианы, его редкую встречаемость в составе лесов из-за требовательности к условиям местопроизрастания, очень слабую способность расселяться семенами и как следствие замедленное расширение ареала даже при благоприятных условиях, невозможно предположить его широкие миграции в рисс-вюрмское межледниковье. Для *H. helix* в основном характерен автобарохорный способ распространения семян, что позволяет расселяться этому виду лишь в пределах десятков метров от плодоносящих экземпляров, и то с перерывами на неурожайные годы до 3—5 лет. Скорость расселения увеличивают некоторые птицы, поедающие ягоды. В историческом аспекте расселения вида нас интересует его возможность непрерывно занимать новые районы, которая в природе не всегда наблюдается. Перерывы связаны как с нерегулярностью плодоношения вида, так и главным образом — с его развитием на новых территориях до возраста возмужалости, где еще не было плодоносящих экземпляров. Такой период для кустарников и лиан в среднем составляет 10 лет. Учитывая эти особенности и допуская возможность продвижения вида при первом же плодоношении даже на расстояние в 100 м и дальнейший срок его развития до возраста начала стабильного плодоношения в пределах 10 лет, мы устанавливаем, что *H. helix* смог бы преодолеть 1000 км примерно за 100 тыс. лет. Продолжительность же всего рисс-вюрмского периода составляет около 50 тыс. лет (Арсланов, 1975). За такое время вид, вероятнее всего, смог бы достичь лишь Подольского Приднестровья из предполагаемого убежища на Балканах. Однако для преодоления остальных тысяч километров до современной северной границы ареала в Прибалтике или же в Норвегии виду уже позже микулинского межледниковья не представлялась возможность, так как в дальнейшем теплые периоды были еще менее продолжительны. К тому же вюрмское оледенение, по представлению палеогеографов, вновь уничтожило теплолюбивые виды растений на значительной части территории Европы. В таком случае возникает необходимость сделать следующие выводы: либо максимально южная граница днепровского (рисского) ледника проходила значительно севернее Словечанско-Овручской возвышенности, где изолированно встречаются *H. helix* и ряд других реликтовых видов, что и позволило им пережить ледниковую эпоху, либо данный вид во время максимального оледенения выжил в каком-то близлежащем рефугиуме и проник на данную возвышенность в рисс-вюрмское (микулинское) межледниковье. Первый вывод пока что противоречил бы установившемуся мнению большинства ученых, обоснованному многочисленными геологическими, палеогеографическими и палеоботаническими данными. Доказательства же существования многих рефугиумов неморальной флоры в течение плейстоцена во внеледниковых районах имеются. По некоторым данным, «рисская эпоха характеризовалась хотя и прохладными, но довольно мягкими и достаточно влажными условиями» (Величко, 1973 : 15). Подобную точку зрения высказал еще В. И. Громов (1933). Он отмечал, что фауна до вюрма эволюционировала постепенно и лишь в последний ледниковый период произошло нарушение ее развития и появились высокоарктические формы. В. Н. Сукачев (1938), поддерживая его, писал, что достоверные остатки арктических растений также известны в основном из эпохи последнего оледенения. Следует также учесть, что *Brasenia purpurea* (Michx.) Casp. смогла пережить максимальное оледенение где-то на территории Европы и достаточно широко распространилась в микулинское межледниковье. Окончательно этот теплолюбивый индикаторный вид здесь был уничтожен в вюрме (Дорофеев, 1964; Сукачев, 1973). Многие исследователи допускают возможность произрастания лесов, в том числе широколиственных, в отдельных рефугиумах перигляциальных территорий (Герасимов, Марков, 1941; Гричук, 1950; Миняев, 1966; Артюшенко, 1970 и др.), а Сукачев (1973) находил ископаемые остатки лесных древесных пород за 140 км от границы ледника даже в Западной Сибири. Эти данные подтверждают возможность выживания широколиственных участков леса с их отдельными относительно термофильными элементами южнее рисского ледника в рефугиумах, в свое время отмеченных еще И. К. Пачоским (1910), Е. М. Лавренко (1930) и др.

Для сохранения широколиственных лесов в перигляциальной зоне весьма неблагоприятным (Миняев, 1966), а по некоторым утверждениям даже катастрофичным (Величко, 1973) было вюрмское оледенение. Оно могло вновь уничтожить неморальные леса на значительной территории Европы. Более благоприятные климатические условия, которые могли способствовать последней миграции *H. helix* к северу и востоку, были только в атлантическое время голоцена в течение геологически короткого времени (2—2.5 тыс. лет). Но за такое время маловероятно расселение данного вида как минимум с южных предгорьев Карпат или с Балкан на север вплоть до Словечанско-Овручской возвышенности. Следует учесть, что в плейстоцене Полесская котловина, в центре которой размещен упомянутый останец, подвергалась оледенению и неоднократному затоплению талыми водами ледника, а со спуском последних интенсивно развивались болотообразовательные процессы, препятствующие произрастанию широколиственных лесов. Современный же ландшафт и растительный покров Полесья в основном сформировались в голоцене (Клеопов, 1935; Веклич, 1958, и др.).

Несмотря на ясные следы элиминации теплолюбивых видов растений и животных в вюрме, все же нельзя полностью согласиться и с выводами А. А. Величко (1973). В своей работе он доказывает катастрофические (в полном смысле этого слова) последствия воздействия на растительный покров вюрмского похолодания, отмечая в данный период отсутствие лесной растительности вплоть до Черноморского побережья, Балкан и Средиземноморья. По его представлениям, во второй половине вюрма с 33—31 до 9—7 тыс. лет тому назад на восточноевропейской части территории господствовала перигляциальная растительность. Принимая во внимание тот общепризнанный факт, что в голоцене климатические условия были несколько теплее современных только в атлантическое время на протяжении всего 2—2.5 тыс. лет, уместно поставить несколько вопросов. Существовала ли реальная возможность столь значительной миграции флор, особенно неморальной, с малоазиатского и средиземноморского регионов за столь короткое геологическое время? Могло ли все видовое разнообразие растений, столь разных по биоэкологии и фитоценотическим связям, выжить в условиях длительного существования в присредиземноморской полосе? И, наконец; как объяснить более достоверные ботанико-географические факты, и в частности известные разрывы ареалов многих редких видов на левобережье Украины, таких как *Carpinus betulus* L., *Cerasus avium* (L.) Moench, *Coronilla elegans* Panč., *Cephalanthera grandiflora* (L.) Bab., *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm., *Lunaria rediviva* L., *Festuca altissima* All., *Equisetum majus* Gars., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro? Видимо, чувствуя малоубедительность своих выводов, Величко (1973 : 27) все же «оставляет» в вюрме место лесным сообществам — березовым на западе и сосновым на востоке, но «лишь в центре Русской равнины, на Карпатах, Средне- и Нижнедунайской низменности». Существование же лесов в эту эпоху, особенно по долинам рек, предполагает В. П. Гричук (1965). Представленные в работе Величко (1973) спорово-пыльцевые диаграммы свидетельствуют, что уже в позднем дриасе широколиственные породы периодически произрастали далеко к северу от бывшей перигляциальной зоны последнего оледенения. Это значит, что где-то поблизости все же были условия для их выживания в более холодные периоды, а последующее потепление давало им возможность радиально расселяться. Иными причинами нельзя объяснить столь быстрое появление широколиственных пород за короткое время потеплений. Характерно, что криогенные образования, выступающие, по мнению Величко (1973), главным фактором уничтожения растительного покрова в вюрме, на картосхемах не отмечены на Волыно-Подольской, Приднепровской возвышенностях, на Донецком кряже и южнее (Лисицын, 1961; Величко, 1973). К тому же выживание древесных пород в условиях вечной мерзлоты возможно, что видно на примере современного растительного покрова Восточной Сибири и Дальнего Востока. В районах с сезонной и вечной мерзлотой в долинах крупных рек на крутых каменистых склонах южных экспозиций сохранились рефугиумы даже неморальной флоры (Удра, 1976). Кроме того, новейшие данные свидетельствуют, что на протяжении вюрма было несколько заметных периодов потеплений (Арсланов, 1975; Woillard, 1978). Они также способствовали кратковременному расширению ареалов растений, усилению их генеративных поколений и в последующем — большей возможности выживания вида в экстремальные периоды.

Исходя из вышеприведенных данных, мы считаем, что все плейстоценовые оледенения не могли полностью уничтожить лесную растительность с участием неморальных элементов в перигляциальной полосе. Как уже было отмечено, широколиственные леса могли сохраняться в рефугиумах южнее границы максимального оледенения с плиоцена. Конечно, их флора постепенно обеднялась за счет элиминации более термофильных и менее конкурентоспособных элементов. Основное ядро сохранялось, что давало возможность относительно быстрому в геологическом масштабе радиальному расселению широколиственных пород при потеплениях. Одним из наиболее вероятных и близких к рассматриваемой территории Полесья рефугиумов третичной флоры мог быть Волыно-Подольский. Там широколиственные леса имели возможность сохраняться на крутых склонах каньонообразных берегов рек Среднего Приднестровья, а также в безлёссовом районе на водоразделах юга Волыно-Подольской и севера Центрально-Молдавской возвышенностей (Набоких, 1915; Танфильев, 1922). В указанном районе многие участки водоразделов не покрывались лёссом и почвы там сформировались на коренных песчаниках, глинистых и известковых породах, что является одним из доказательств реликтовости этого ландшафта и соответственно растительного покрова. А. И. Набоких (1915) писал, что некоторые участки Подольского Приднестровья следует рассматривать в качестве «основного рассадника лиственных пород для всей юго-западной России» (с. 16—17). Это мнение поддерживал и И. К. Пачоский (1915), заявляя, что Подолье было центром древней флоры и очагом ее расселения в Полесье и степи. С этого убежища *Hedera helix* вместе с другими компонентами широколиственных лесов мог расселиться к северу и проникнуть в рисс-вюрме на Словечанско-Овручскую возвышенность и сохраниться там, то расширяя свой ареал, то сокращая его, до настоящего времени. Во время же днепровского оледенения, когда южная граница ледника огибала данную возвышенность, трудно предположить возможность длительного существования теплолюбивого представителя сем. *Araliaceae* в условиях непосредственного контакта с ледником. Таким образом, *H. helix* на Словечанско-Овручской возвышенности является реликтом рисс-вюрмского (микулинского) межледниковья, что соответствует наиболее распространенной точке зрения о реликтах такого характера в отечественной литературе (Лавренко, 1938; Клеопов, 1941; Гринь, 1957, и др.).

О реликтовых чертах флоры Словечанско-Овручской возвышенности свидетельствуют также произрастающие там *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl., *Rhododendron luteum* Sweet, *Carex humilis* Leyss. и др. *Q. petraea* найден на возвышенности на небольшом изолированном участке (Смик, 1965; Смык, 1966). Этот вид имеет средиземноморско-европейский тип ареала и тяготеет к районам с умеренным мягким климатом. Его ареал совпадает с ареалом *Hedera helix* даже в изолированных участках местопроизрастания в Беловежской пуще (Парфенов, 1967), на юге Литвы и в Калининградской обл. (Лукинас, 1967), а также на юго-западе Скандинавии. Правда, *Q. petraea* более пластичен в отношении условий местопроизрастания, а потенциальная возможность его плодоношения на пределе ареала выше, чем у *H. helix*. Кроме того, желуди в большем количестве и на более далекие расстояния распространяются зоохорным способом, но зато плодоношение у *Q. petraea* наступает только после 50 лет и позже. Видимо, *Q. petraea* расселялся подобно *H. helix* и в условиях Словечанско-Овручской возвышенности также является рисс-вюрмским реликтом. В Беловежской пуще и в Прибалтике *O. petraea*, так же как *H. helix* и другие виды средиземноморско-атлантического типа ареала, следует относить к реликтам атлантического времени. В упомянутых районах их изолированность от сплошного ареала незначительная, так как западнее, в Польше, они уже многочисленны. Теми же путями расселялись и такие теплолюбивые древесные породы с более южными пределами ареала, как *Sorbus torminalis* (L.) Crantz., *Crataegus oxycantha* L., *C. monogyna* Jacq., *Cerasus avium*, а также виды с лучшим приспособлением к распространению своих семян анемохорным способом, но с подобной экологией: *Carpinus betulus*, *Acer campestre* L., *A. pseudoplatanus* L., *Tilia platyphyllos* Scop. и ряд других. Некоторые из них сохранились на юго-западе Скандинавии до настоящего времени, что представляет особый научный интерес. *Rhododendron luteum*, редко произрастающий на Словечанско-Овручской возвышенности и более обычный юго-западнее этого района, на Полесье, по мнению некоторых исследователей, считается третичным реликтом (Szafer, 1923; Полянская, 1929; Барбарич, 1962, и др.). Однако во многих работах не дается однозначного и убедительного ответа на вопрос о путях миграции и времени появления *Rh. luteum* на Полесье. Известно, что все виды рода *Rhododendron* являются горными растениями, приуроченными к скалистым, хорошо освещенным местам в области интенсивных облаков и осадков. Большая часть дизъюнктивного ареала *Rh. luteum* также находится в горах Малой Азии, на Кавказе и частично в Альпах. Следовательно, этот вид является горным растением и центром его происхождения или одним из древних миграционных центров не может быть равнинное и заболоченное Полесье, которое в плейстоцене неоднократно подвергалось затоплению талыми водами ледника.

На наш взгляд, более близок к решению данного вопроса в своей последней работе W. Szafer (1954). На основании найденных им в Западных Карпатах ископаемых остатков *Rh. luteum*, датируемых поздним плиоценом, он намечает путь расселения этого вида на Полесье не с Кавказа, а с Западных Карпат. Произраставший в горах Западных Карпат *Rh. luteum* под влиянием горного оледенения в период плейстоценовых похолоданий вынужден был спуститься к предгорью Карпат и, возможно, в конце гляциалов и в начале межледниковий расселился по прилегающим возвышенностям. Как горный вид, приуроченный к условиям достаточной воздушной и почвенной влажности, *Rh. luteum* мог мигрировать в периоды именно с такими условиями. Они, по-видимому, могли быть в начале периодов потеплений, когда тающие ледники образовывали обширные водоемы. В такие периоды *Rh. luteum* по предгорьям Восточных

Бескид и грядам — Росточье, Гологоры, Вороняки, Кременецкая, а также по северной части Волыно-Подольской возвышенности смог продвинуться вплоть до Словечанско-Овручской возвышенности. Холодный и достаточно сухой период вюрмского гляциала уничтожил этот вид на большей части территории от Западных Карпат до Полесья. В настоящее время в данном регионе он сохранился только в юго-восточных предгорьях Альп (Ogorevc, 1954; Mayer, 1958) и в южной Польше на плато, прилегающем к предгорьям Западных Карпат («Атлас распространения деревьев и кустарников в Польше», 1968). Оптимальными условиями для *Rh. luteum*, как и для всех видов данного рода, являются кислые подстилающие породы. Видимо, близкие выходы овручских песчаников на Полесье и выходы кислых гранитных пород в долинах рек на севере Волыно-Подольской возвышенности способствовали сохранению этого вида на Украине. Исходя из имеющихся данных, *Rh. luteum* на Словечанско-Овручской возвышенности, по всей вероятности, также является реликтом рисс-вюрмского межледникового периода, пережившим вюрмское похолодание в глубоких долинах рек на севере Подолья и, возможно, на юго-западе Овручского кряжа. В послеледниковье он смог распространиться по Житомирскому Полесью на почвах, близко подстилаемых кислыми кристаллическими породами. В настоящее время на Полесье его реликтовость ни в чем не проявляется. Он обильно цветет, плодоносит и выступает довольно сильным конкурентом в борьбе за захват новых площадей, особенно на вырубках и гарях, но избегает тенистых лесов.

Наряду с вышерассмотренными основными ботаническими индикаторами палеогеографическую обстановку Полесья в четвертичное время в какой-то мере интерпретируют слабые в миграционном отношении травянистые растения, так называемые горные среднеевропейские виды, особенно восточнокарпатско-белорусской группы, выделенной Н. А. Миняевым (1969). Они распространены в основном в западных районах СССР (Беловежская пуща, южные районы Прибалтики), и немногие из них встречаются на Белорусской гряде (Козловская, Парфенов, 1972) и на северо-западе европейской части СССР (Миняев, 1969). К ним относятся следующие виды: *Allium vineale* L., *Astrantia major* L., *Cimicifuga europaea* N. Schipcz., *Aposeris foetida* (L.) Less., *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, *Isopyrum thalictroides* L., *Lathyrus montanus* Bernh., *Ajuga pyramidalis* L., *Aruncus dioicus* L. и др. В указанные районы отмеченные наиболее теплолюбивые виды растений, видимо, проникли с восточных предгорий Карпат во время среднеголоценового климатического оптимума. Некоторая же часть горных среднеевропейских видов могла сохраниться с аллерёдского межстадиала (Миняев, 1969).

Сохранность в изолированных местах древних и редких, особенно теплолюбивых, видов растений свидетельствует о более умеренной палеоклиматической обстановке в рисскую и вюрмскую эпохи плейстоцена и ни в коей мере не дает повода для выводов о катастрофических последствиях этих оледенений для лесной растительности в перигляциальной части Европы.

Исходя из вышеприведенных материалов, мы считаем, что все периоды плейстоценовых гляциалов не были губительны даже для некоторых древесных пород, в том числе и широколиственных, сумевших пережить экстремальные условия во внеледниковых областях в южных и западных предгорьях Карпат (многие третичные реликты, в том числе *Pinus cembra* L., *Juniperus sabina* L. и др.) и в рефугиумах на Волыно-Подольской, Среднерусской, возможно, Приднепровской возвышенностях и на Донецком кряже. Останцовая Словечанско-Овручская возвышенность, по всей вероятности, имеет в своем составе реликты рисс-вюрмского межледниковья. В Прибалтике, на юго-западе БССР упомянутые редкие индикаторные виды растений, видимо, расселились во время голоценового климатического оптимума.

ЛИТЕРАТУРА

Арсланов Х. А. (1975). Радиоуглеродная геохронология верхнего плейстоцена европейской части СССР. Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода, 43. — Артюшенко А. Т. (1970). Растительность лесостепи и степи Украины в четвертичном периоде. Киев, Наукова думка. — Атлас распространения деревьев и кустарников в Польше. (1968). Познань. — Барбарич А. І. (1962). Рододендрон жовтий — релікт третинної флори на Українському Поліссі. Укр. бот. ж., 19, 2. — Веклич М. Ф. (1958). Четвертинні відклади Правобережжя Середнього Дніпра. Київ, Вид. АН УРСР. — Величко А. А. (1973). Природный процесс в плейстоцене. М., Наука. — Герасимов И. П., Марков К. К. (1941). Развитие ландшафтов СССР в ледниковый период. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Гринь Ф. А. (1957). Рефугіум міжльодовикових лісових реліктів на Сумщині. Укр. бот. ж., 14, 1. — Гричук В. П. (1950). Растительность Русской равнины в нижне- и среднечетвертичное время. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 46, 3. — Гричук В. П. (1965). Палеогеография Северной Европы в позднем плейстоцене. В кн.: Последний европейский ледниковый покров. М., Наука. — Громов В. И. (1933). Проблема множественности оледенений в связи с изучением четвертичных отложений и млекопитающих. Пробл. сов. геол., 3, 7. — Дорофеев П. И. (1964). Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований. Автореф. докт. дис., Л. — Клеопов Ю. Д. (1935). Про геоморфологічні мотиви розвитку рослинного вкриття УРСР. Ж. Ін-ту бот. АН УРСР, 5. — Клеопов Ю. Д. (1941). Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Козловская Н. В., Парфенов В. И. (1972). Хорология флоры Белоруссии. Минск, Наука и техника. — Лавренко Е. М. (1930). Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем. Ж. Рус. бот. общ., 15, 4. — Лавренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. В кн.: Растительность СССР. М.; Л., Изд. АН СССР. — Лисицын А. П. (1961). Закономерности ледового разноса грубообломочного материала. В кн.: Современные осадки морей и океанов. М., Изд. АН СССР. — Лукинас Н. В. (1967). Дубравы и их восстановление в Литовской ССР. М., Лесная промышленность. — Махнач Н. А. (1971). Этапы развития растительности Белоруссии в антропогене. Минск, Наука и техника. — Миняев Н. А. (1966). История развития флоры северо-запада европейской части РСФСР с конца плейстоцена. Доклад о работах на соиск. уч. ст. д. б. н. Л., ЛГУ. — Миняев Н. А. (1969). Горные среднеевропейские элементы во флоре северо-запада европейской части СССР. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 2. Л., Изд. ЛГУ. — Набоких А. И. (1915). Краткие заметки о грунтах Подольской губ. и соседних местностей. Зап. Общ. Подольск. естеств. и любит. природы, III. Винница. — Парфенов В. И. (1967). О естественном произрастании *H. helix* L. в Белоруссии. В кн.: Ботаника, 9. Минск, Наука и техника. — Пачоский И. К. (1910). Основные черты развития флоры юго-западной России. СПб. — Пачоский И. К. (1915). Описание растительности Херсонской губернии. Леса, 1. Херсон. — Полянская О. С. (1929). О распространении азалии на Волыни и в Белоруссии в связи с геологической историей Полесья. Природа, 9. — Пояркова А. И. (1950). Семейство Аралиевые. В кн.: Флора СССР, 16. М.; Л., Изд. АН СССР. — Смик Г. К. (1965). Плющ звичайний (*Hedera helix* L.) на Овручско-Словечанському кряжі. Укр. бот. ж., 22, 2. — Смык Г. К. (1966). Флора и растительные богатства Овручско-Словечанского кряжа. Автореф. канд. дис., Киев. — Сукачев В. Н. (1938). История растительности СССР во время плейстоцена. В кн.: Растительность СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Сукачев В. Н. (1973). Избранные труды, II. Л., Наука. — Танфильев Г. И. (1922). География России, Украины и примыкающих к ним с запада территорий, II, 1. Одесса, Гос. изд. Украины. — Удра И. Ф. (1976). О рефугиумах неморальной флоры в Приамурье. Бот. ж., 61, 5. — Hjalmar W. (1961). Hederastudier i norra Holland, II. Svensk bot. Tidskr., 55, 4. — Mayer E. (1958). *Rhododendron luteum* Sweet na jugovzhodnem obrobju Alp. Razprave, dis., IV, Ljubljana. — Ogorevc M. (1954). Pontska azaleja pod Gorjanci. Proteus, 16, 10. — Rebassoo H.-E. (1967). Hiiumaa floora ja selle geuees, s. 290, f. 241. — Szafer W. (1923). Trzeciorzédowe rośliny górskie na wale scutyjskim w ostoi podolsko-wolynskiej. Acta Soc. Bot. Polon., 1, 2. Warszawa. — Szafer W. (1954). Plioceńska flora okolic Czorsztyna i jej stosunek do plejstocenu. Inst. geol. Prace, 11. — Talts S. (1969). Eesti NSV floora, 4, f. 4. — Woillard G. (1978). Grand Pile Peat Bog. A continuous Pollen Record for the Last 140 000 years. Quat. res., 9, 1.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 6 III 1979.

УДК 576.3 : 582.734

Т. И. Заиконникова

ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *SORBUS* (*ROSACEAE*)

T. I. ZAIKONNIKOVA. CYTOLOGICAL STUDY OF SOME SPECIES OF THE GENUS *SORBUS* (*ROSACEAE*)

Изложены результаты цитологического изучения 12 видов рода *Sorbus*. Впервые получены числа хромосом для *S. persica*, *S. subfusca* ssp. *zinserlingii*, *S. takhtajanii*, *S. tamamschjanae*, *S. turcica*. Подтверждены прежние данные на материале из новых местонахождений для *S. albovii*, *S. aucuparia* ssp. *glabrata*, *S. buschiana*, *S. fedorovii*, *S. graeca*, *S. kusnetzovii*, *S. subfusca*, *S. velutina*.

Подсчет числа хромосом был произведен у изучаемых в этом плане впервые видов рода *Sorbus* L. и у видов, уже исследованных ранее (Заиконникова, Кипиани, 1980), но на новом материале из других мест ареала. Знание хромосомных чисел позволяет выявить родственные связи между отдельными видами и общую тенденцию развития некоторых групп рода.

Исследование проводили в основном на корешках проростков и сеянцев. Бо́льшую часть семян для исследования собрала автор, некоторые семена получены от других ботаников. Предварительную стратификацию, проращивание семян и фиксацию материала провела автор.

Цитологическая часть работы и подсчет числа хромосом на постоянных микротомных препаратах выполнены П. Г. Жуковой при участии А. Д. Тихоновой, которым автор выражает свою благодарность.

Ниже приведены список исследованных видов с указанием места и времени сбора семян либо живых, выкопанных для пересадки растений и фамилии коллекторов. Препараты и гербарные образцы растений, семена с которых были использованы для данной работы, хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН).

S. albovii Zinserl.

2n=68. Краснодарский край, Кавказский заповедник, северный склон горы Абаго, 25 IX 1979, эксикаты, № 5920, Т. И. Заиконникова.

2n=68. Армения, сосновые посадки близ курорта Джермук, 10 X 1979, она же.

2n=68. Ставропольский край, Тебердинский заповедник, гора Сулахат, верховья р. Алибек, сентябрь 1978, № 4, Ф. М. Воробьева.

S. aucuparia L. ssp. *glabrata* (Wimm. et Grab.) Hayek

2n=34. Кольский п-ов, Хибины, Полярно-Альпийский ботанический сад в окрестностях г. Кировска, 1973.

2n=34. Там же, в лесу близ питомника Полярно-Альпийского ботанического сада в окрестностях г. Апатиты, июнь 1980, Т. И. Заиконникова.

Ранее то же число хромосом было получено для этой расы на карпатском материале (Чопик, 1976).

S. buschiana Zinserl.

2n=68. Армения, сосновые посадки близ курорта Джермук, 10 X 1979, Т. И. Заиконникова.

S. buschiana и *S. albovii* близ Джермука растут также в лесу на левом берегу р. Арпачай. Посадки обоих видов, вероятно, произведены из семян местного происхождения.

S. fedorovii Zaikonn.

2n=68. Краснодарский край, гора Ачишхо над пос. Красная Поляна, 13—14 X 1978, № 47, Т. И. Заиконникова.

Плоды этого вида были собраны нами совершенно зелеными, несмотря на поздние сроки сбора, поэтому и для прорастания его семян понадобился почти год стратификации. Столь позднее созревание плодов у *S. fedorovii* объясняется тем, что он начинает цвести позже других видов рода *Sorbus*. Кроме того, в 1978 г. из-за поздней холодной весны вегетация началась с опозданием против обычных сроков более, чем на месяц. *S. fedorovii* на горе Ачишхо очень редок, растет в зарослях *Rhododendron caucasicum* Pall. и *Vaccinium arctostaphylos* L. вместе с другими видами рода *Sorbus*.

S. graeca (Spach) Lodd. ex Schauer

2n=68. Абхазия, Гагрский хребет, по склону горы Пшагишха на берегу оз. Рица, 18—19 IX 1979, № 53, Т. И. Заиконникова.

Растет небольшими до 1.5 м кустами. Редок. На территории сосновой рощи встречено всего два экземпляра.

S. kusnetzovii Zinserl.

2n=68. Абхазия, Гагрский хребет, на краю оврага по склону горы Пшагишха близ оз. Рица, 18—19 IX 1979, № 44, Т. И. Заиконникова.

Редок, встречено всего два старых деревца до 4—5 м выс. Растения имеют угнетенный вид и несколько отличаются от привычного облика *S. kusnetzovii* из других мест Кавказа. Вероятно, поэтому *S. kusnetzovii* до сих пор не указывался для территории Абхазии. Однако из семян этих экземпляров удалось получить растения, которые к концу первого года жизни по листьям почти не отличались от сеянцев типичного *S. kusnetzovii*.

S. persica Hedl.

2n=68. Армения, Вединский р-н, Хосровский заповедник, 15 X 1979, Т. И. Заиконникова.

2n=68. Киргизия, долина р. Чемган, 2 X 1975, М. Л. Запрягаев.

S. persica, как и *S. graeca*, относятся к числу наиболее обычных видов Хосровского заповедника. Повсюду по склонам среди можжевелового редколесья встречаются очень старые экземпляры, растущие многоствольными деревьями 5—7 м выс. Семена для исследования пришлось собрать в дальней части заповедника на верхнем плато, так как в нижней, наиболее доступной для посещения части многие старые деревья *S. persica* и *S. graeca* усыхают. При внимательном осмотре обнаружили, что стволы их подрублены (!).

S. subfusca (Ledeb.) Boiss.

2n=34. Юго-западная Грузия (Гурия), гора Сомлия близ курорта Бахмаро, 2 IX 1980, Т. И. Заиконникова.

2n=34. Грузия, Нижняя Сванетия, бассейн р. Цхенисцхали, хребет Деваш, 1 IX 1980, А. Г. Долуханов.

2n=34. Ставропольский край, Тебердинский заповедник, гора Сулахат в верховьях р. Алибек, сентябрь 1978, № 18, Ф. М. Воробьева.

S. subfusca впервые был описан с горы Сомлия в прошлом веке. К настоящему времени растительность этой горы настолько стравлена выпасом, что ботаники давно ее не посещают. Однако значительное число экземпляров *S. subfusca* еще встречается среди скал по карнизу северного склона горы Сомлия в остатках елово-букового леса. Кроме того, было исследовано число хромосом у одиночного куста этого вида, сохранившегося под скалой на обрывистом берегу протекающей здесь речки, отделяющей лесной участок от травянистых склонов горы. От растений, выросших под пологом деревьев, этот экземпляр *S. subfusca* отличался широкими листьями, на ощупь более твердыми и толстыми. Однако и у него оказалось то же число хромосом (2n=34).

На горе Сулахат в Тебердинском заповеднике *S. subfusca* растет вместе с *S. albovii*. При беглом осмотре растения этих двух видов выглядят морфологически очень похожими, поэтому совместное произрастание их, казалось бы, позволяет считать отличия между этими видами проявлением внутривидовой изменчивости *S. subfusca*. Однако разные числа хромосом (34 и 68) подтверждают видовую самостоятельность *S. albovii*, а также невозможность гибридизации его с *S. subfusca*.

S. subfusca ssp. *zinserlingii* Zaikonn.

2n=68. Краснодарский край, Кавказский заповедник, северные склоны горы Абаго, 25 IX 1979, Т. И. Заиконникова.

Полиплоидная раса *S. subfusca* описана с горы Абаго. От типичного *S. subfusca* она отличается широкоэллиптическими листьями, в то время как у основного подвида они эллиптические и продолговатые. Сеянцы полиплоидного *S. subfusca* имеют также широкие листья (эллиптические или яйцевидные), тогда как у сеянцев типичного *S. subfusca* пластинка листьев более узкая, чаще всего продолговатая.

Цитологические пробы, как правило, мы брали у сеянцев после появления на них настоящих листьев. Обычно в опыте использовали самые сильные растеньица. Однако для ssp. *zinserlingii* пришлось сделать исключение. После того как подросли все его сеянцы, обнаружилось, что три из них не только по-прежнему отстают в росте от остальных, но отличаются также ланцетовидной формой настоящих листьев. Цитологический анализ одного из этих растеньиц показал, что они диплоидны (2n=34). К концу первого года жизни они почти не отличались по листьям от сеянцев типичного *S. subfusca*.

Таким образом, из семян одного и того же растения вырастали сеянцы то с 68, то с 34 хромосомами; количественно преобладали первые, а вторые были редким исключением (Заиконникова, 1981). Это явление мы объясняем тем, что тетраплоидность у *S. subfusca* еще недостаточно прочно закрепилась генетически, а сам процесс перехода к полиплоидии у этого вида находится на начальном этапе развития.

S. takhtajanii Gabr.

2n=68. Армения, окрестности курорта Джермук, 10 X 1979, Т. И. Заиконникова.

Внешне этот вид очень похож на *S. persica*, от последнего отличается листьями с более или менее клиновидным основанием. Однако этот признак неустойчив, так как листья *S. persica* не всегда в основании округлые, а иногда клиновидные. Более надежны для систематика различия в плодах. Чашелистики на плодах *S. takhtajanii* плотно сомкнутые, плоды усыпаны чечевичками; у растений *S. persica* чашелистики на плодах раскрытые или отвернутые вниз, а поверхность плода гладкая без чечевичек.

S. tamamschjanae Gabr.

2n=51. Армения, Вединский р-н, Хосровский заповедник, 16 X 1979, Т. И. Заиконникова.

Триплоидные виды рода *Sorbus* в природе встречаются очень редко. Триплоидность *S. tamamschjanae* подтверждает его видовую самостоятельность также с цитологической стороны, так как *S. roopiana* Bordz., за который он был принят вначале, является тетраплоидом. Не вызывает сомнений тот факт, что у *S. tamamschjanae* произошла замена полового процесса на апомиксис. Об этом свидетельствуют обильное плодоношение растений *S. tamamschjanae*, встреченных нами в Хосровском заповеднике, и хорошая всхожесть его семян.

S. turcica Zinserl.

2n=68. Крым, Ялтинская яйла, июнь 1971, Т. И. Заиконникова.

Вид исследован по пересаженным на территорию Ленинграда экземплярам.

S. velutina (Albov) Schneid.

2n=34. Абхазия, Гагрский хребет, по склонам горы Пшагишха над оз. Рица, 18—19 IX 1979, Т. И. Заиконникова.

То же хромосомное число было получено нами ранее на молодых нецветущих растениях *S. velutina*, взятых в окрестностях оз. Рица (Заиконникова, Кипиани, 1980). Повторяя исследование *S. velutina* на семенном материале, мы хотели убедиться в генетической однородности популяции этого вида на оз. Рица.

Как мы сообщали ранее, растения типичного *S. velutina*, несмотря на малый ареал, отличаются большим разнообразием формы листа и его края (Заиконникова, 1975, 1979). Обнаружено также, что у части особей *S. velutina* отгиб чашечки плотно срастается с плодом, при этом доли его подняты кверху, хотя чаще отгиб чашечки опадающий с распростертыми долями. Все это разнообразие форм можно наблюдать в популяции *S. velutina* близ оз. Рица. Однако в 1979 г. вследствие засухи *S. velutina* и другие рябины секции *Aria* Pers. плодоносили очень скудно; к тому же семена их часто оказывались щуплыми или пораженными вредителями, поэтому исследование проведено только на тех растениях *S. velutina*, у которых неопадающий отгиб чашечки на плодах имел прямостоячие доли.

ЛИТЕРАТУРА

Заиконникова Т. И. (1975). Критические заметки о некоторых кавказских видах рода *Sorbus* L. Нов. сист. высш. раст., 12. — Заиконникова Т. И. (1979). *Sorbus velutina* (Albov) Schneid. (*Rosaceae*) — исчезающий вид рябины Кавказа. Бот. ж., 64, 9. — Заиконникова Т. И. (1981). Полиплоидная раса *Sorbus subfusca* (Ledeb.) Boiss. (*Rosaceae*). Нов. сист. высш. раст., 18. — Заиконникова Т. И., Кипиани В. В. (1980). Хромосомные числа некоторых видов рода *Sorbus* (*Rosaceae*) флоры СССР. Бот. ж., 65, 9. — Чопик В. І. (1976). Високогірна флора Українських Карпат. Київ, Наукова думка.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 I 1981.

УДК (581.5+581.9) : 582.341

А. И. Максимов

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ ОБ ЭКОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИИ *SPHAGNUM SUBFULVUM* В КАРЕЛЬСКОЙ АССР

A. I. MAXIMOV. SOME NEW DATA ON THE ECOLOGY AND DISTRIBUTION OF *SPHAGNUM SUBFULVUM* IN THE KARELIAN ASSR

Выявлено 26 новых местонахождений *Sphagnum subfulvum* в Карелии. Приводится характеристика химических свойств субстрата этого вида и двух других сфагновых мхов, в смеси с которыми он обычно растет. Установлено, что фитоценозы с доминированием *Sphagnum subfulvum* встречаются в наиболее евтрофных, открытых участках аапа болот.

Данные по географии и экологии *Sphagnum subfulvum* Sjörs в Карелии в свое время были обобщены в работе Т. К. Юрковской (1967). Однако дальнейшее интенсивное исследование болот республики способствовало накоплению новых сведений по распространению этого интересного вида, обработка которых и послужила материалом для данного сообщения. В настоящее время уже известно 45 местонахождений *S. subfulvum*,[1] и количество их несомненно будет увеличиваться. Значительно пополнились наши знания и по экологии этого сфагнового мха.

Анализ распространения *S. subfulvum* [2] по территории Карелии позволяет сделать вывод, что он встречается исключительно на аапа болотах и довольно обычен не только в северной части республики, как отмечалось ранее (Юрковская, 1963, 1967), но и в средней, примерно от 62°30′ с. ш. (см. рисунок). В южной части он, по-видимому, очень редок, так как мы не имеем ни одного образца, собранного с этой территории, хотя исследования болот здесь проводились не менее интенсивно. Однако P. Isoviita (1970) указывает *S. subfulvum* для этой части Карелии (провинция LK). Он также отмечает, что данный вид является довольно редким на юге Фенноскандии и становится обычным, а местами обильным на севере (Isoviita, 1970 : 161).

Растет *S. subfulvum* в основном на ровных участках (коврах), низких грядах и кочках, где нередко выступает в роли доминанта и субдоминанта; довольно часто встречается в смеси с другими видами сфагновых мхов — *S. warnstorfii*

Данные по pH, зольности и содержанию некоторых элементов минерального питания в слое торфа 5—10 см из местообитаний с доминированием сфагновых мхов

Вид	n	pH (KCl)	Сумма обменных оснований, мг-экв/100 г	Степень насыщенности основаниями, %	Зольность, %
Sphagnum papillosum	6	3.61±0.15	22.6±7.0	24.2±7.4	3.89±0.56
S. subfulvum	4	4.61±0.06	85.5±5.1	75.8±2.3	6.51±0.16
S. warnstorfii	8	5.07±0.45	83.4±10.3	72.0±7.8	4.48±0.54

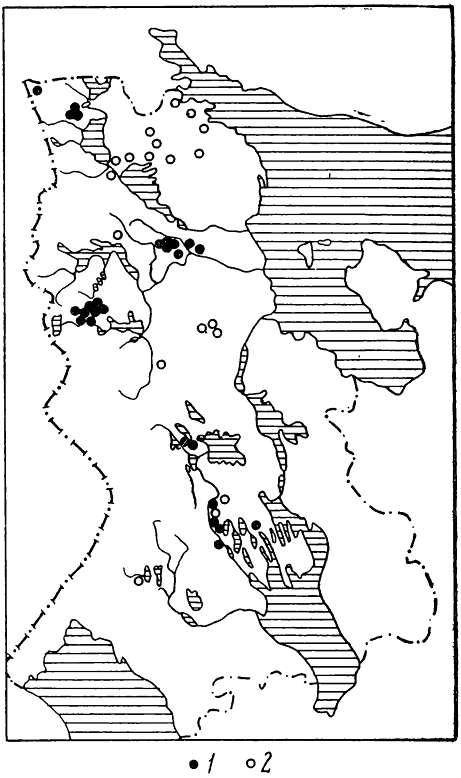
Продолжение

Вид	CaO	MgO	K_2O	P_2O_5
	% на сухую почву			
Sphagnum papillosum	0.65±0.12	0.19±0.04	0.14±0.04	0.12±0.02
S. subfulvum	1.84±0.13	0.81±0.13	0.37±0.10	0.10±0.02
S. warnstorfii	1.93±0.23	0.75±0.11	0.21±0.03	0.15±0.02

---

[1] Названия сфагновых мхов приводятся по Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1968), а бриевых — по А. Л. Абрамовой и др. (1961).

[2] Определение части образцов было выполнено Л. А. Волковой (БИН АН СССР). Некоторые определения автора также проверены ею.



Распространение *Sphagnum subfulvum* в Карельской АССР.

1 — местонахождения *S. subfulvum* по нашим сборам; *2* — местонахождения *S. subfulvum*, отмеченные Т. К. Юрковской (1967).

Russ. и *S. papillosum* Lindb. Несколько раз *S. subfulvum* был отмечен в западинках между кочками вместе с *S. contortum* K. F. Schultz. и *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr. В качестве доминанта *S. subfulvum* отмечен для пяти ассоциаций: Carex lasiocarpa[3]+Molinia coerulea + + Baeothryon alpinum — S. subfulvum; Carex livida+C. chordorrhiza+Scheuchzeria palustris — S. subfulvum; Carex lasiocarpa+Molinia coerulea+Menyanthes trifoliata — S. subfulvum; Pinus sylvestris f. litwinowii — Molinia coerulea+Baeothryon caespitosum — S. subfulvum; Carex livida — S. subfulvum. Местообитания, в которых встречаются перечисленные ассоциации, характеризуются следующими химическими показателями в слое 5—10 см от поверхности: pH (KCl)[4] составляет 4.5—4.75, зольность — 6.1—6.8%, сумма обменных оснований — 78—100 мг-экв/100 г, степень насыщенности основаниями — 69.9—81.0%, содержание подвижных форм K_2O — 50.0—350.0, P_2O_5 — 2.4—8.1 мг/100 г сухой почвы. Валовое содержание: CaO — 1.68—2.23, MgO — 0.82—0.87, K_2O — 0.03—0.47, P_2O_5 — 0.04—0.16% на сухую навеску почвы. Однако, как отмечалось ранее, *S. subfulvum* часто растет в смеси с другими видами сфагновых мхов, особенно с *S. warnstorfii* и *S. papillosum*. Химические свойства субстрата первого из них почти не отличаются от свойств местообитаний с *S. subfulvum* (см. таблицу), в то время как местообитания с доминированием *S. papillosum* характеризуются более низкими значениями pH и зольности, меньшим содержанием кальция и магния. Следовательно, фитоценозы с доминированием *S. subfulvum*, так же как и с *S. warnstorfii*, встречаются в евтрофных местообитаниях, а с *S. papillosum* — в бедных кальцием и магнием мезотрофных. Таким образом, в евтрофных условиях *S.subfulvum* содоминирует с *S. warnstorfii*, а из мезотрофных его вытесняет *S. papillosum*, поскольку центр экологического ареала *S. subfulvum* находится в евтрофных условиях, поэтому фитоценозы с доминированием *S. subfulvum* встречаются только в наиболее богатых, открытых участках аапа болот.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. (1961). Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., Изд. АН СССР. — Аринушкина Е. В. (1970). Руководство по химическому анализу почв. М., Изд. МГУ. — Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. (1968). Определитель сфагновых мхов СССР. Л., Наука. — Флора европейской части СССР. (1974, 1976). 1, 2. Л., Наука. — Юрковская Т. К. (1963). К экологии и географии *Sphagnum subfulvum* Sjörs в Карельской АССР. Бот. ж., 48, 12. — Юрковская Т. К. (1967). О некоторых малоизученных ви-

---

[3] Номенклатура цветковых растений дается по «Флоре европейской части СССР» (1974, 1976).

[4] Химические анализы торфа выполнены в лаборатории почвоведения и агрохимии Института биологии Карельского филиала АН СССР старшим лаборантом С. В. Леппенен по общеизвестным методикам (Аринушкина, 1970).

дах сфагновых мхов Карелии. В кн.: Природа болот и методы их исследования. Л., Наука. — Isoviita P. (1970). Studies on *Sphagnum* L. II. Synopsis of the distribution in Finland and adjacent of Norway and the USSR. Ann. Bot. Fen., 7, 2.

Институт биологии
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 26 I 1981.

УДК 582.998 (571.6)

Т. М. Беляева

РОД *YOUNGIA (ASTERACEAE)* НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

T. M. BELIAEVA. THE GENUS *YOUNGIA* (*ASTERACEAE*) FROM THE FAR EAST

На основании исследования анатомо-морфологического строения семянок представителей родов *Youngia* и *Crepis* подтверждена точка зрения ряда авторов о произрастании на Дальнем Востоке вида, относящегося к *Youngia*. Отмечено новое местонахождение *Youngia tenuifolia* на Дальнем Востоке.

Восточноазиатский род *Youngia* Cass. объединяет около 30 видов, 6 из которых произрастают в СССР. На Дальнем Востоке род представлен одним видом — *Y. tenuifolia*, относимым многими авторами к роду *Crepis* L. (Комаров, 1907; Комаров, Клобукова-Алисова, 1932; Ворошилов, 1966; Харкевич, Буч, 1976, и др.). При описании рода *Youngia* A. Cassini отмечал (цит. по: Babcock, Stebbins, 1937), что он отличается от рода *Crepis* сжатыми семянками. Однако Cassini не обратил внимания на такой важный признак, как толщина ребер семянок (у представителей рода *Youngia* ребра разные по толщине, тогда как у видов рода *Crepis* все ребра равные), но этот признак был отмечен позже авторами, изучавшими сем. *Asteraceae* (Babcock, Stebbins, 1937; Черепанов, 1964; Ohwi, 1965; Rechinger, 1977). Кроме того, для рода *Youngia* характерен ясно выраженный рожок на верхушках внутренних листочков обертки (Черепанов, 1964).

При сравнении семянок дальневосточных видов рода *Crepis* и *Youngia tenuifolia* видно, что признаки принадлежности к разным родам проявляются довольно четко. Так, семянки *Y. tenuifolia* (рис. 1. *А*) сжатые и имеют неравные по толщине ребра, а у всех дальневосточных видов рода *Crepis* (рис. 2, *А*) семянки вальковатые, с равными по толщине ребрами.

Нами было предпринято сравнительное изучение анатомического строения перикарпия на поперечных срезах семянок дальневосточных видов рода *Crepis* и представителей рода *Youngia* (*Y. tenuifolia*, *Y. tenuicaulis* (Babc. et Stebbins) Czer., *Y. stenoma* (Turcz.) Ledeb.). В перикарпии семянок видов рода *Youngia* (рис. 1, *Б*, *В*) механическая ткань расположена сплошным слоем, в ребрах механические клетки мелкие и толстостенные, а соединяющие их клетки довольно крупные и тонкостенные. В перикарпии дальневосточных видов рода *Crepis* (рис. 2, *Б*, *В*) механическая ткань расположена округлыми тяжами, которые разделены паренхимными клетками.

На основании исследования анатомо-морфологического строения семянок нами подтверждена точка зрения E. Regel и H. Tiling (1858), С. К. Черепанова (1964) и M. Kitagawa (1979) о произрастании на Дальнем Востоке вида, относящегося к роду *Youngia*, для которого ниже приводятся синонимы и библиография.

Youngia tenuifolia (Willd.) Babc. et Stebbins, 1937, Carnegie Inst. Washington Publ. 484 (The genus *Youngia*): 46, p. p.; Черепанов, 1964, Фл. СССР, 29 : 381; Пешкова, 1972, Степн. фл. Байк. Сиб.: 103; Kitag. 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 651. — *Crepis tenuifolia* Willd. 1803, Sp. Pl. 3, 3 : 1606; Комаров, 1907, Тр. Петерб. бот. сада, 25 (Фл. Маньчж. 3, 2) : 787; Комаров и Алисова, 1932, Опред. раст. Дальневост. края, 2 : 1101; Крылов, 1949, Фл. Зап. Сиб. 11 : 3042, p. min. p; Караваев, 1958, Консп. фл. Якутии : 179; М. Попов, 1959, Фл. Ср. Сиб. 2 : 779. — *C. baicalensis* Ledeb. 1812, Mém. Acad. Sci. Petersb. 5 : 559. —

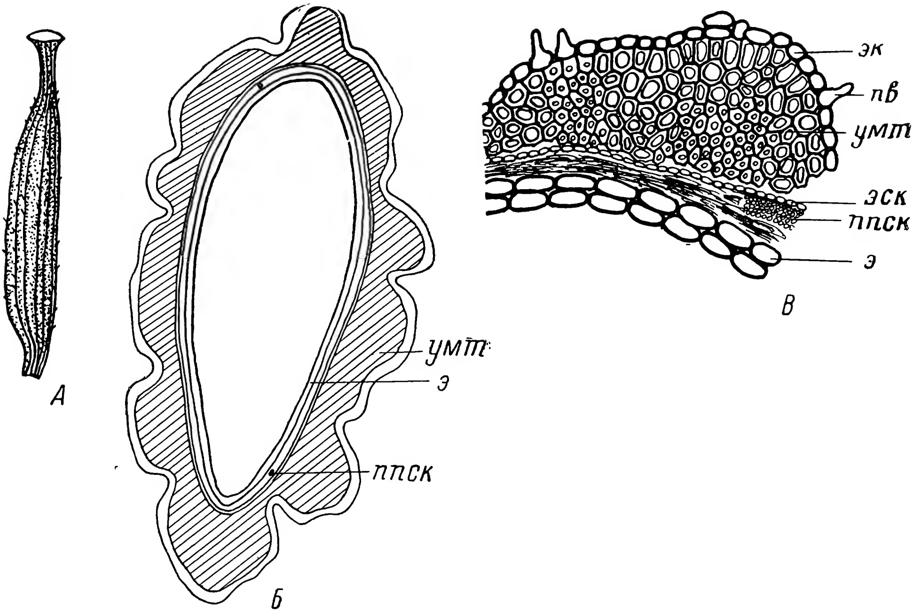


Рис. 1. Семянка *Youngia tenuifolia.*

А — общий вид, *Б* — схема поперечного среза, *В* — поперечный срез семянки (детальное строение). *эк* — эпидермальные клетки, *пв* — простые волоски, *умт* — участок механической ткани, *ппск* — проводящий пучок семенной кожуры, *эск* — эпидерма семенной кожуры, *э* — эндосперм. Увел.: *А* — 15; *Б*, *В* — 100.

Lagoseris tenuifolia (Willd.) Reichenb. 1823, Iconogr. Bot. (Pl. Crit.) 1 : 10. — *Barkhausia tenuifolia* (Willd.) DC. 1838, Prodr. 7, 1 : 155; Turcz. 1848, Bull. Nat. Soc. Moscou, 21, 3 : 106. — *Chondrilla baicalensis* (Ledeb.) Sch. Bip. 1839, Mus. Senkenb. 3 : 49. — *Youngia diversifolia* Ledeb. 1846, Fl. Ross. 2, 2 : 837, p. p. — *Berimia tenuifolia* (Willd.) Sch. Bip. 1866, Jahresbericht Pollichia, 22—24 : 346. — *Hieracioides tenuifolia* (Willd.) O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. 1 : 346. — *Geblera tenuifolia* (Willd.) Kitag. 1937, Journ. Jap. Bot. 13 : 431; id. 1939, Rep. Inst. Sci. Res. Manch. 3, 1 (Lineam. Fl. Mansh.) : 450. — *Youngia diversifolia* auct. non Ledeb.: Regel et Tiling, 1858, Fl. Ajan. : 108.

Изучение имевшихся в нашем распоряжении гербарных образцов *Y. tenuifolia* и наблюдения в природе показали, что этот вид довольно однороден во всех местонахождениях. У исследованных образцов варьируют только размеры растений и степень изрезанности листьев, но эти варианты наблюдаются в пределах каждой популяции. Несмотря на дизъюнкции ареала, растения всех известных местонахождений имеют сходную экологию, произрастают на известняковых скалах, каменистых и щебнистых склонах немногочисленными группами.

Впервые *Y. tenuifolia* была отмечена для Дальнего Востока Regel и Tiling (1858) во «Florula Ajanensis» как *Y. diversifolia* Ledeb., которая позже была отнесена в синонимы *Y. tenuifolia* с ареалом, охватывающим Алтай, Саяны, бассейн Лены, Прибайкалье, Даурию, Верхний Амур, Охотскую обл., Туркестан, Монголию, Тибет (Комаров, 1907). В монографии рода *Youngia* E. Babcock и G. Stebbins (1937) рассматривают *Y. diversifolia* как подвид *Y. tenuifolia.* Черепанов (1964) считает *Y. tenuifolia* и *Y. diversifolia* самостоятельными видами, отличающимися морфологией и ареалами. Для Дальнего Востока *Y. tenuifolia* указывается в Зее-Буреинском (восточная часть), Удском (северная часть) и Охотском (хр. Джугджур, окр. пос. Аян) флористических районах (Черепанов, 1964). В. Н. Ворошилов (1966) приводит этот вид только для Верхнего Амура, а M. Kitagawa (1979) указывает его для Сибири, Амура, Охотии, Уды, Монголии и северной части Северо-Восточного Китая. Таким образом, по литературным данным, на Дальнем Востоке *Y. tenuifolia* не отмечена для Уссурийского флористического района, п-ова Корея и Японии (Nakai, 1952; Ohwi, 1965; Ворошилов, 1966). При исследовании гербарного материала по родам *Crepis* и *Youngia*

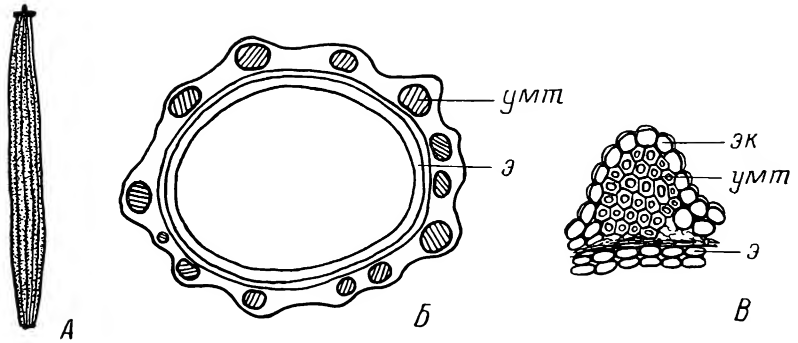


Рис. 2. Семянка *Crepis multicaulis*.

Увел.: *А* — 15, *Б* — 60, *В* — 100. Обозначения те же, что на рис. 1.

мы обнаружили, что *Y. tenuifolia* встречается на юге Приморского края в окрестностях г. Находка на горе Сестре. Посещение этой горы подтвердило, что на известняках у вершины горы Сестры имеются сравнительно многочисленные популяции этого вида, впервые обнаруженные здесь в 1965 г. П. Г. Горовым и Э. В. Бойко (гербарные образцы были определены как *Crepis gmelinii* (L.) Taush).

Нами изучены гербарные экземпляры *Y. tenuifolia* из следующих местонахождений: Амурская обл.: пос. Сковородино, правый берег р. Большой Невер, щебнистый склон, 21 VIII 1964, Н. Павлова; с. Юбилейное, каменистые склоны, 16 VIII 1964, Е. Здоровьева; 18 км от г. Зея, известковые скалы по берегу реки, 13 VII 1967, И. Шаповал; пос. Джалинда, в 6 км от поселка, южный каменистый склон, 24 VII 1964, К. Уланова, А. Сивуда; там же, 5 IX 1971, Д. Басаргин; Шимановский р-н, пос. Чагоян, на известняковых скалах, 19 VII 1970, П. Горовой, И. Шаповал; там же, 1 VIII 1976, Э. Бойко, В. Старченко, Т. Беляева; Сковородинский р-н, дорога на Бейтоново, каменистый склон, 4 VII 1977, Э. Бойко, В. Старченко; Хабаровский край, Аяно-Майский р-н, окр. пос. Аян, в расщелинах прибрежных скал, 1 VIII 1965, П. Горовой, В. Сахно; там же, 23 VIII 1974, П. Гриценко, В. Фадин; там же, 7 IX 1979, Т. Беляева, В. Фролов; Приморский край, Находкинский р-н, гора Сестра, известняки на вершине горы, 24 IX 1965, П. Горовой, Э. Бойко; там же, 23 VI 1979, П. Горовой, Т. Беляева; там же, 21 VIII 1979, Т. Беляева, В. Фролов.

Таким образом, восточная часть ареала рода *Youngia* (и вида *Y. tenuifolia*) представлена на Дальнем Востоке дизъюнктивными популяциями на скалистых и щебнистых (преимущественно известняковых) участках в бассейне Амура, на юге Охотии и на юге Приморского края в Уссурийском флористическом районе.

Автор выражает благодарность П. Г. Горовому за помощь при выполнении работы и написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. — Комаров В. Л. (1907). Флора Маньчжурии, 3, 2. Тр. Петерб. бот. сада, 25, 2. — Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. (1932). Определитель растений Дальневосточного края, 2. Л., Изд. АН СССР. — Харкевич С. С., Буч Т. Г. (1976). Флористические находки для советского Дальнего Востока. Нов. сист. высш. раст., 13. — Черепанов С. К. (1964). Род Юнгия — *Youngia* Cass. В кн.: Флора СССР, 29. Л., Наука. — Babcock E. B., Stebbins G. L. (1937). The genus *Youngia*. Carnegie Inst. Washington Publ., 484. — Kitagawa M. (1979). Neo-Lineamenta florae Manshuricae. Vaduz. — Ledebour C. F. (1846). Flora Rossica, 2, 2. Stuttgart. — Nakai T. (1952). A. Synoptical Sketch of Korean Flora. Bul. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 31. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan. Washington. — Rechinger K. H. (1977). Flora Iranica, 122. Gsaz-Austria. — Regel E., Tiling H. (1858). Florula Ajanensis. M., Seor. impr. — Regel E., Tiling H. (1859). Florula Ajanensis. Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, 11.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 22 VII 1980.

УДК 582.26 : (581.4+581.9)

И. В. Макарова, Г. И. Семина

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИИ *THALASSIOSIRA HYALINA (BACILLARIOPHYTA)*

I. V. MAKAROVA, G. I. SYOMINA. NEW DATA ON THE MORPHOLOGY AND DISTRIBUTION OF *THALASSIOSIRA HYALINA* (*BACILLARIOPHYTA*)

Приведены новые сведения, полученные при помощи сканирующего электронного микроскопа, о структуре створки *Thalassiosira hyalina*; даны расширенный диагноз этого вида и его общее распространение в Мировом океане.

Впервые этот вид был описан A. Grunow (Cleve, Grunow, 1880) и отнесен к роду *Coscinodiscus* Ehr. — *Coscinodiscus hyalinus* Grun. Позже H. Gran (1897) перевел его в род *Thalassiosira* Cl. Описание этого вида приведено во многих руководствах (De Toni, 1894; Hustedt, 1927—1930; Lebour, 1930; «Диатомовый анализ», 1949; Cleve-Euler, 1951; Hendey, 1964), но иллюстрации в них даны в виде графических рисунков. Часто этот вид приводится во флористических списках, данных в работах по изучению наших северных морей (Киселев, 1935; Ширшов, 1937; Усачев, 1938, 1946, 1968; Роухияйнен, 1960, 1961, 1962). Составленные карты с местонахождениями *T. hyalina* (Grun.) Gran свидетельствуют о довольно широком его распространении в арктическо-бореальной зоне (Smayda, 1958; Макарова, 1971; Hasle, 1976). Что же касается изображения этого вида на микрофотографиях, полученных в световом и электронном микроскопах, то оно известно лишь из нескольких работ (Жузе, 1962; Hasle, Heimdal, 1968; Hasle, 1972, 1976). Описание структуры створки, изученной в сканирующем электронном микроскопе, в литературе отсутствует, а идентификация этого вида вызывает до сих пор затруднения.

Материалом для настоящей статьи послужили сборы, сделанные сетью Джеди на НИС «Витязь» в Беринговом море (май—июнь 1952 г.) и в северной части Тихого океана (май 1955 г.). Техническую обработку материала проводили по методике, предложенной E. Swift (1967). Структуру створки изучали при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) «JEOL» марки JSM-U3, что позволило расширить и дополнить диагноз этого вида. Электронные микрофотографии выполнены при участии В. А. Карлова, за что авторы выражают ему благодарность.

Описание морфологии створок сделано на материале, полученном со станции № 3315.

Thalassiosira hyalina (Grun.) Gran

По данным СЭМ. Клетки низкоцилиндрические, образуют цепочки из 4—8 клеток, соединенных тонкой нитью, расчленяющейся близ поверхности створки на многочисленные тяжи (рис. 1, *2* — см. вклейку). Панцирь с двумя вставочными ободками. Створки почти плоские, со слабой вогнутостью в центре, 22—42 мкм в диам. (рис. 1, *1*; рис. 2, *1* — см. вклейку). Ареолы мелкие, в радиальных рядах, почти одинаковой величины по всей створке, у края 16—20 ареол в 10 мкм, близ центра — 18—24. В центре створки пучок из выростов с опорами (рис. 1, *2—4*). На загибе створки одно кольцо из равномерно расположенных краевых выростов с опорами, 8—10 в 10 мкм (рис. 2, *1*, *2*). Наружная часть краевых выростов с опорами больше, чем внутренняя, и равна 1—1.2 мкм. Двугубый вырост один, расположен в одном кольце с краевыми выростами с опорами, его наружная часть в виде слегка расширенной кверху трубки, 1.3—1.5 мкм дл. (рис. 2, *3*, *4*). Радиальный ряд ареол, направленный от центра створки к двугубому выросту, близ его основания прерван и заканчивается узкой гиалиновой полосой у края створки (рис. 2, *3*, *4*). Загиб створки низкий, со структурой из 2—3 рядов ареол, продолжающихся со створки. Край загиба гиалиновый (рис. 1, *1*; 2, *1—4*).

Найдена нами на восьми станциях в Беринговом море и прилегающей части Тихого океана. На рис. 3 показано общее распространение этого вида по нашим

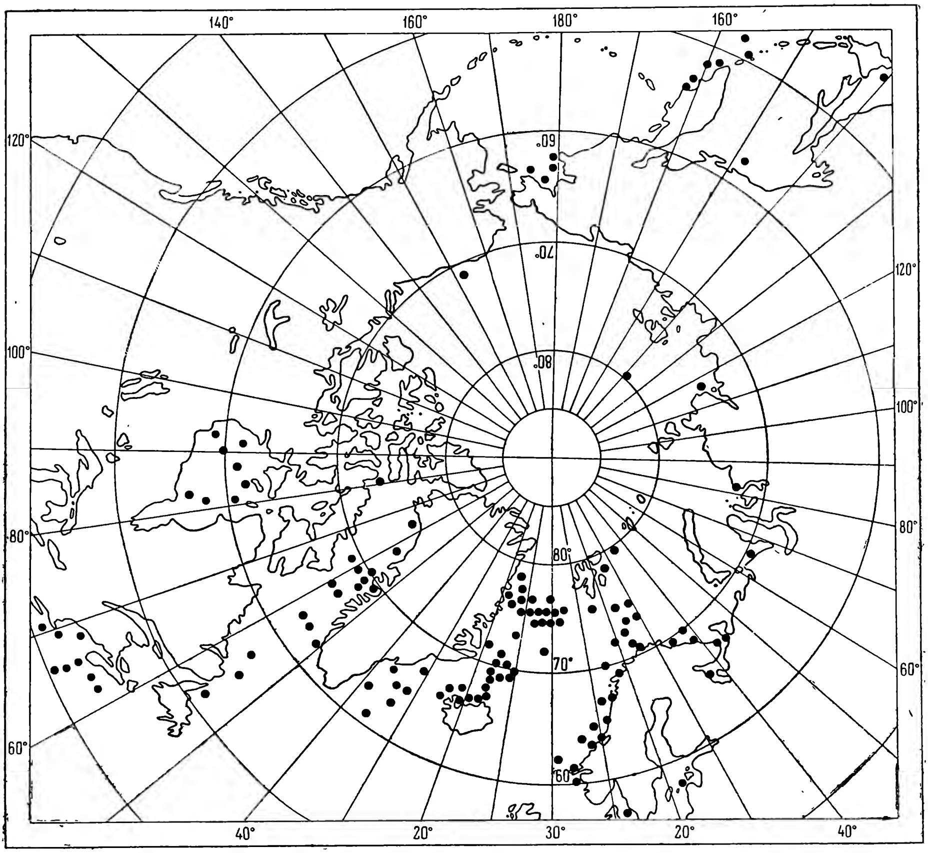


Рис. 3. Распространение *Thalassiosira hyalina.*

находкам и данным других авторов (Smayda, 1958; Макарова, 1971; Hasle, 1976).

Как известно в настоящее время, *T. hyalina* обитает только в северном полушарии. Она найдена по всему периметру Северного Полярного бассейна, вокруг Гренландии, у северной Исландии, в Гудзоновом заливе, у Лабрадора, в «водах склона» у северо-восточного берега США, вокруг Скандинавии, включая Белое и Балтийское моря. На Дальнем Востоке она известна от Анадырского залива до северной части Японского моря.

Таким образом, на основании вышеизложенного можно утверждать, что это неритический вид замерзающих прибрежных частей субарктических вод и Полярного бассейна, поэтому его можно считать ледово-неритическим видом. С точки зрения биогеографии — это арктическо-бореальный вид.

Примечание. Описываемый вид по морфологии и экологии наиболее близок к двум видам: *Thalassiosira gravida* Cl. и *T. antarctica* Comber, а только по морфологии — к *T. rotula* Meunier. Сходство выражается прежде всего в расположении ареол, наличии многочисленных центральных выростов с опорами, образующих малый или большой пучок, одного довольно крупного двугубого выроста, находящегося в краевой зоне среди краевых выростов с опорами. Наружная часть последнего у всех этих видов более длинная, чем внутренняя, и представляет собой слегка расширенную кверху трубку. Отличие состоит в количестве колец краевых выростов с опорами: у *T. hyalina* — одно кольцо, у *T. antarctica* — два кольца, а у *T. gravida* и *T. rotula* имеется довольно широкое кольцо из трех смещенных рядов выростов с опорами, переходящими на загиб створки, и одиночных выростов, разбросанных по всей поверхности створки.

ЛИТЕРАТУРА

Диатомовый анализ. (1949). 2, Л. — Жузе А. П. (1962). Стратиграфические и палеогеографические исследования в северо-западной части Тихого океана. — Киселев И. А. (1935). Некоторые данные о фитопланктоне северо-восточной части Карского моря. Тр. Таймырской экспедиции, 2. Л. — Макарова И. В. (1971). К биогеографии рода

Thalassiosira Cl. Бот. ж., 56, 10. — Роухияйнен М. И. (1960). Характер развития фитопланктона в мае—июне 1958 г. в южной части Баренцева моря. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., 2 (6). — Роухияйнен М. И. (1961). Особенности весеннего развития фитопланктона в 1955—1957 гг. В кн.: Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. Мурман. кн. изд. — Роухияйнен М. И. (1962). Сезонность в развитии фитопланктона в прибрежных водах восточного Мурмана. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., 4 (8). — Усачев П. И. (1938). Биологический анализ льдов. ДАН СССР, 19, 8. — Усачев П. И. (1946). Фитопланктон по сборам экспедиции на л/п «Г. Седов» 1937—1939. Тр. дрейфующей экспед. Главсевморпути на ледокольном пароходе «Г. Седов» 1937—1940 гг. 3. Биология, Л. Главсевморпуть. — Усачев П. И. (1968). Фитопланктон Карского моря. В кн.: Планктон Тихого океана (сб. памяти проф. П. И. Усачева). М., Наука. — Ширшов П. П. (1937). Сезонные явления в жизни фитопланктона полярных морей в связи с ледовым режимом. Тр. Всес. аркт. инст., 82. Л. — Cleve P. T., Grunow A. (1880). Beiträge zur Kenntniss der arctischen Diatomeen. Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., 17, 2. — Cleve-Euler A. (1951). Die Diatomeen von Schweden und Finnland. Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., ser. 3, 2, 1. — De Toni J. B. (1894). Sylloge Algarum. 2. *Bacillarieae*. Patavii. — Gran H. H. (1897). *Protophyta*: *Diatomaceae*, *Silicoflagellata* og *Cilioflagellata*. Norske Nordhav. Exped., 24. — Hasle G. R. (1972). Two types of valve processes in centric diatoms. Beih. Nova Hedw., 39. — Hasle G. R. (1976). The biogeography of some marine planktonic diatoms. Deep-Sea Res., 23. Hasle G. R., Heimdal B. R. (1968). Morphology and distribution of the marine centric diatom *Thalassiosira antarctica* Comber. J. Roy. Microscop. Soc., 88. — Hendey N. I. (1964). An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V. *Bacillariophyceae* (*Diatoms*). London. — Hustedt F. (1927—1930). Die Kieselalgen. I. In: Rabenhorsts Kryptogamen — Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, VII. Leipzig. — Lebour M. V. (1930). The planktonic diatoms of northern seas. Roy. Soc. Publ., 116. — Smayda T. J. (1958). Biogeographical studies of marine phytoplankton. Oikos, 9, 2. — Swift E. (1967). Cleaning diatoms frustules with ultraviolet radiation and peroxide. Phycol., 6, 23.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт океанологии
им. П. П. Ширшова АН СССР,
Москва.

Получено 28 X 1980.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.527.7 : 582.577.2 (571.6)

Д. Д. Басаргин

АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ РОДА *EUPHORBIA (EUPHORBIACEAE)* НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

D. D. BASARGIN. ADVENTIVS SPECIES OF THE GENUS *EUPHORBIA* (*EUPHORBIACEAE*) FROM THE FAR EAST

Указываются 4 заносных вида рода *Euphorbia* для территории советского Дальнего Востока. Один из видов (*E. virgata*) является наиболее активным иммигрантом во флоре региона.

Некоторые адвентивные виды рода *Euphorbia* L. в качестве рудеральных или сегетальных растений широко распространились и натурализовались далеко за пределами своих естественных ареалов. Иммиграция молочаев, как и многих других «путешествующих» растений, происходит в направлении межконтинентальных транспортных коммуникаций.

В данной работе приведены результаты изучения материалов по распространению заносных видов рода *Euphorbia* на советском Дальнем Востоке. При выполнении работы использованы литературные сведения, материалы отечественных гербариев (LE, MHA, MOSM, NS, TK, MW, VLAD, гербарий Хабаровского педагогического института) и собственные сборы, осуществленные во время экспедиционных обследований ряда районов советского Дальнего Востока и Забайкалья в течение 1975—1980 гг. Были также приняты во внимание и некоторые устные сообщения специалистов по дальневосточной флоре.

По достоверным данным в текущем столетии на Дальний Восток проникли 4 вида рода *Euphorbia*: *E. esula* L., *E. falcata* L., *E. maculata* L., *E. virgata* Waldst. et Kit. Во «Флоре СССР» для Дальнего Востока (Приморье) впервые указываются два заносных вида: *E. maculata* и *E. virgata* (Проханов, 1949). Первым был зарегистрирован молочай пятнистый *E. maculata* в долине р. Партизанской (Южное Приморье), занесенный сюда, очевидно, из Северной Америки. Данный вид был собран в 1923 г. В. Н. Васильевым, но в последнее время сборы его в регионе не повторены.

В некоторой степени представляется странным, что молочай лозный, или прутьевидный, *E. virgata* не упомянут в «Определителе растений Приморья и Приамурья» (Воробьев и др., 1966), а также в сводке В. Н. Ворошилова (1966). Несколько позднее молочай лозный указывается для заповедника «Кедровая падь», расположенного в Хасанском р-не Приморского края (Нечаева, 1972) и для о. Сахалин в «Определителе высших растений Сахалина и Курильских островов» (1974).

Мы уже сообщали, что из заносных видов рода *Euphorbia* на Дальнем Востоке широко распространился только молочай лозный (Басаргин, 1979). Результаты наших экспедиционных обследований региона показали, что для молочая лозного характерна очевидная тенденция широкого «наступления» в районах южной части советского Дальнего Востока. Имеются сведения о распространении молочая лозного в Забайкалье (Пешкова, 1979). Результаты наших наблюдений показывают, что молочай лозный наиболее активно распространяется в районах юго-восточного Забайкалья. В юго-восточных районах Амурской обл. и в южных районах Хабаровского края молочай лозный не является флористической редкостью. Этот вид проник и на Камчатку, о чем свидетельствуют материалы Гербария Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР — VLAD (Камчатская обл., пос. Усть-Камчатск, с. Ушки, в посевах клевера, 18 VII 1958, К. Д. Степанова, К. П. Берстюкова). Однако наиболее многочисленная популяция молочая лозного находится в южной половине Приморья, главным образом в южных и юго-западных районах края (Анучинский, Михайловский, Надеждинский, Октябрьский, Партизанский, Пограничный, Уссурийский, Шкотовский, Ханкайский, Хасанский, Хорольский, Черниговский, Чугуевский), т. е. в районах развитого сельского хозяйства. Растения поселяются обычно на заброшенных пашнях, возле полей, на межах и пустошах, по сорным местам, у дорог, по ж.-д. насыпям, на выгонах, лесных опушках и оврагах, на галечниках и песчаных участках в поймах рек.

В Европе растения молочая лозного достигают 150 см выс. (Hegi, 1924), а на Дальнем Востоке в популяциях отдельные экземпляры редко достигают 70—90 см выс., обычно же преобладают растения в среднем 40—60 см выс. Молочай лозный зарослей почти не образует. В редких случаях возникают скопления, где на 1 м^2 приходится до 5—10 особей.

Как отмечает G. Hegi (1924), молочай лозный исключительно подвижный вид в эколого-географическом отношении как у себя на родине в Европе, так и вне границ своего естественного ареала. К настоящему времени данный вид распространился на обширной территории умеренной зоны Евразии (от Атлантики через Сибирь до Тихого океана). В условиях Дальнего Востока молочай лозный среди адвентивных видов рода *Euphorbia* сохраняет лидирующее положение в реализации потенциальных возможностей широкого распространения. Географическая эскалация вида обусловлена рядом факторов, повышающих конкурентную способность растений. Молочай лозный как многолетник обладает высокой приспособленностью к условиям обитания в фитоценозах, сильно измененных антропогенными факторами; он длительное время может удерживать занимаемые ниши в экосистемах, особенно на тех участках, где происходит фитоценотическая и эдафическая деградация и создаются благоприятные условия для заселения и развития растений этого вида. Нередко молочай лозный появляется в посевах культурных растений (преимущественно зерновых). Однако с точки зрения защиты агрофитоценозов от сорняков рассматриваемый вид на Дальнем Востоке пока не доставляет сколько-нибудь ощутимых хлопот.

Молочай серповидный *E. falcata* был собран однажды: г. Владивосток, Первая Речка, в травостое у железной дороги, 27 VIII 1974, Т. И. Нечаева (MHA). Среди археофитов он как пожнивный сорняк-однолетник также обладает возможностью широкого расселения на земном шаре. Об этом напоминает, в частности, характер проникновения данного вида в Южную Австралию (Hegi, 1924).

В Гербарии Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР хранятся экземпляры молочая, собранного Д. П. Воробьевым в пределах г. Владивостока (ст. Седанка, ж.-д. насыпь, 23 VI 1971; Вторая Речка, вблизи ж.-д. насыпи, 2 VIII 1971). На гербарных этикетках определения отсутствуют. Сравнение диагностических признаков показало, что собранные Воробьевым экземпляры представляют несомненно новый для флоры советского Дальнего Востока *E. esula* L. молочай острый, который в гербариях обычно смешивают с близким сибирско-центральноазиатским видом *E. discolor* Ledeb. Нашими сборами 30 VI 1980 в ж.-д. полосе между станциями Вторая Речка и Чайка г. Владивостока подтверждено наличие здесь молочая острого, занесенного из Европы. Популяция *E. esula* стабильно локализовалась в указанном географическом пункте, о чем свидетельствует произрастание ее на занимаемой территории в течение 10 лет. Численность растений в отдельных местах высокая. В одной из обследованных микропопуляций молочая острого плотность растений составляла 20—30 особей на 1 м^2. Цветение и плодоношение растений протекают нормально. Однако молочай острый в местных условиях отличается меньшей конкурентоспособностью по сравнению с молочаем лозным, поэтому возможности его распространения здесь несколько ограничены.

Полиморфный европейский вид *E. esula* проник в Китай, Японию и Северную Америку (Hegi, 1924; Проханов, 1949; Kitagawa, 1979). Для п-ова Корея молочай острый не указывается (Nakai, 1952), хотя его нахождение там вполне возможно. В целом можно констатировать, что в настоящее время данный вид представлен как заносный флористический элемент в различных районах Голарктики. Натурализация молочая острого в Приморье является закономерным результатом его трансконтинентального распространения в Старом и Новом Свете.

Ранее сообщалось о возможности обнаружения в регионе вида *E. helioscopia* L. как сорного растения (Комаров, Клобукова-Алисова, 1932). Однако прогноз не оправдался — названный вид никем пока не найден в пределах советского Дальнего Востока.

ЛИТЕРАТУРА

Басаргин Д. Д. (1979). Сем. Молочайные (*Euphorbiaceae*) советского Дальнего Востока. Тез. XIV Тихоокеанского научного конгресса. Комитет Н — Ботаника. М. — Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., Наука. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока (конспект с таблицами для определения видов). М., Наука. — Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. (1932). Определитель растений Дальневосточного края, 2. Л., Изд. АН СССР. — Нечаева Т. И. (1972). Конспект флоры заповедника «Кедровая падь». В кн.: Флора и растительность заповедника «Кедровая падь». Тр. Биол.-почв. инст. ДВНЦ АН СССР, нов. сер., 8 (III). — Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. (1974). Л., Наука. — Пешкова Г. А. (1979). Семейство *Euphorbiaceae* — Молочайные. В кн.: Флора Центральной Сибири, 2. Новосибирск, Наука. — Проханов Я. И. (1949). Род Молочай — *Euphorbia* L. В кн.: Флора СССР, 14. М.; Л., Изд. АН СССР. — Hegi G. (1924). Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 5, 1. München. — Kitagawa M. (1979). Neo-Lineamenta florae Manshuricae or Enumeration of the spontaneous vascular plants hitherto known from Manchuria (North-Eastern China) together with their synonymy and distribution. Vaduz. — Nakai T. (1952). A Synoptical sketch of Korean flora. Bul. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 31.

Тихоокеанский институт биоорганической химии
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 25 XI 1980.

УДК 581.9(470.43)

В. И. Матвеев, Е. Г. Бирюкова, Н. С. Ильина, А. А. Устинова

НОВЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ФЛОРЫ КУЙБЫШЕВСКОЙ ОБЛАСТИ

V. I. MATVEEV, E. G. BIRYUKOVA, N. S. ILYINA, A. A. USTINOVA. NEW PLANT SPECIES FOR THE FLORA OF KUIBYSHEV DISTRICT

Приведены четыре вида растений, новых для флоры Куйбышевской обл.

Во время экспедиций кафедры ботаники Куйбышевского государственного педагогического института им. В. В. Куйбышева было найдено несколько видов растений, новых для территории Куйбышевской обл. Ниже приводятся краткие сведения об этих флористических находках.

Cephalaria uralensis (Murr.) Roem. et Schult.

Данный вид на территории Куйбышевской обл. был впервые найден 24 VII 1978 на склонах одного из безымянных правобережных оврагов, впадающих в р. Таволжанку недалеко от с. Алексеевки (Борский р-н). Растения произрастали на верхних участках склонов, сложенных красноцветными ожелезненными песками с плитами известняков и прослойками разноцветных глин. Травостой степи сильно разрежен из-за чрезмерного выпаса скота. Высота растений *C. uralensis* достигала 90—100 см, большинство экземпляров находилось в фазе бутонизации, лишь немногие из них цвели. Одно растение в среднем имело от 7 до 10 соцветий.

Ближайшие местонахождения известны из Воронежской, Саратовской и Волгоградской областей (Маевский, 1964).

В гербарии кафедры ботаники Куйбышевского педагогического института имеются экземпляры *C. uralensis*, собранные И. С. Сидоруком в 1929 и 1936 гг. на территории Оренбургской обл.

Oxytropis spicata (Pall.) O. et B. Fedtsch.

Найден 22 VII 1979 на крутых мергелистых склонах р. Камышлинки и 26 VII 1979 по обрывам берега р. Байтуган в окрестностях с. Красный Яр (Клявлинский р-н), а также 23 VIII 1979 — по склонам коренного берега р. Падовки около с. Чубовка (Кинельский р-н). Во всех случаях местонахождения вида были приурочены к участкам разнотравно-злаковой степи с богатым флористическим составом. Высота растений до 30 см, большинство особей цвело, некоторые из них имели завязавшиеся плоды.

На территории европейской части СССР произрастает в Саратовской и Оренбургской областях, а также Башкирской и Татарской АССР (Станков, Талиев, 1957; Маевский, 1964).

Hibiscus trionum L.

На территории Куйбышевской обл. впервые отмечен 27 IX 1980 на полях пригородного совхоза им. 50-летия СССР (Волжский р-н). Отдельные экземпляры *H. trionum* произрастали среди посевов моркови, а также вдоль оросительных каналов. Растения находились в хорошем состоянии, достигали высоты 60—64 см, многие из них цвели, некоторые имели плоды с созревшими или уже высыпавшимися семенами. Одно растение несло до 10—12 плодов. Наличие большого числа зрелых плодов и семян свидетельствует о том, что это южное однолетнее растение нашло в Куйбышевской обл. благоприятные условия для своего произрастания.

В пределах европейской части СССР встречается в Хмельницкой, Одесской Николаевской, Днепропетровской, Ростовской, Волгоградской и Астраханской областях, в Молдавской ССР и Крыму (Станков, Талиев, 1957), как заносное указано в Белгородской обл. (Маевский, 1964).

Prunella grandiflora (L.) Scholl.

Была собрана 22 VII 1979 в окрестностях с. Красный Яр (Клявлинский р-н) по сколонам холмов, покрытых степной растительностью. Большинство растений цвело, высота стеблей составляла в среднем 20—25 см.

Ближайшие местонахождения вида известны из Саратовской, Оренбургской (Станков, Талиев, 1957) и Ульяновской областей (Маевский, 1964).

Гербарные экземпляры *Cephalaria uralensis*, *Oxytropis spicata*, *Hibiscus trionum*, *Prunella grandiflora* хранятся в гербарии кафедры ботаники Куйбышевского педагогического института.

ЛИТЕРАТУРА

Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР, изд. 9-е. Л., Колос. — Станков С. С., Талиев В. И. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. М., Советская наука.

Куйбышевский
государственный педагогический институт.

Получено 19 I 1981.

УДК 582.675(47+57)

Р. И. Коркишко

ATRAGENE KOREANA (RANUNCULACEAE) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

R. I. KORKISHKO. *ATRAGENE KOREANA (RANUNCULACEAE)* — NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSR

Впервые для флоры СССР приводится вид рода *Atragene* — *A. koreana*. Даны описание этого вида, а также характеристика фитоценоза, где он встречен.

Во время флористических исследований, проведенных летом 1980 г. на юге Хасанского р-на (Приморский край), на мысе Острено мы собрали новый для флоры СССР вид рода *Atragene* L. — *A. koreana*.

В сводке В. Н. Ворошилова (1966) этот вид не упоминается. Во «Флоре Маньчжурии» (Комаров, 1903) он указывается для северной части п-ова Корея (но, вероятно, встречается и в пограничной с нею Маньчжурии), где произрастает на каменистой сухой почве в кустарниковых зарослях по долинам ручьев и в лесах.

Приводим описание нового для флоры СССР вида.

Atragene koreana (Kom.) Kom. 1903, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 1 (Фл. Маньч. 2, 1): 278. — *Clematis koreana* Kom. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3: 438.

Растение стелющееся. Стебель до 1.5 м дл., деревянистый, ребристый, в узлах утолщенный, опушен отстоящими волосками. От стебля отходят боковые побеги (укороченные или удлиненные), большей частью генеративные. В основании годичных побегов находится 4(6) чешуевидных ланцетно-линейных, острых, снизу бело-мохнатых листа 1—3 см дл. Ассимилирующие листья 14—25 см дл., тройчатые, слабоволосистые, листочки овальные, 5—14 см дл., в основании почти сердцевидные, неравнобокие, к верхушке заостренные, крупноострозубчатые; черешки листьев равны или чуть больше пластинки, почти дуговидные, опушены отстоящими волосками. Цветки ярко-желтые, 4.5 см в диам., поникающие, одиночные, на длинных опушенных цветоножках; чашелистики ланцетно-овальные, короткозаостренные, почти голые; лепестки линейные, на вершине лопатчато расширенные, интенсивно волосистые, почти в 2 раза короче чашелистиков. Тычинки короче лепестков, иногда равны им. Плодики широкотреугольные, неравнобокие, опушены прижатыми, довольно длинными волосками. Столбики 4 см дл., перистоопушенные.

Вид, близкий к *A. ochotensis* Pall., но хорошо отличается от последнего широкими, заметно пушистыми листьями с мало разрезными долями и в большинстве случаев желтым околоцветником.

Даем краткую характеристику фитоценоза, в котором данный вид обитает.

Широколиственный лес на каменистых россыпях (описание № 97, 24 VII 1980).

Первый ярус слагают *Juglans mandshurica* Maxim.,[1] *Phellodendron amurense* Rupr., *Tilia mandshurica* Rupr., *T. amurensis* Rupr., *Fraxinus rhynchophylla* Hance. Высота деревьев 7—8 м, диаметр 8—10 см, сомкнутость крон 0.6—0.7.

Во втором ярусе заметную роль играют *Acer mono* Maxim., *A. tegmentosum* Maxim., им сопутствуют *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr, *Cerasus sachalinensis* (Fr. Schmidt) Kom., *Aralia mandshurica* Rupr. et Maxim.

Подлесок богат в видовом отношении, однако сомкнутость крон не более 0.2, покрытие 30—40%, высота кустарников от 1.5 до 2 м; видовой состав: *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim. — sol, *Ribes maximoviczianum* Kom. — sol, *Euonymus maximowicziana* Prokh. — sol, *Acanthopanax sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) Seem. — sol, *Rhododendron mucronulatum* Turcz. — sp/gr, *Viburnum sargentii* Koehne — sol, *Weigela praecox* (Lemoine) Bailey — sol.

---

[1] Названия видов даны по «Флоре СССР» (1934—1964), сводке Ворошилова «Флора советского Дальнего Востока» (1966) с учетом «Свода дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX) С. К. Черепанова (1973).

Лианы представлены следующими видами: *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. — sp/gr, *Vitis amurensis* Rupr. — sol, *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim. — sol, *A. polygama* (Siebold et Zucc.) Miq. — sol.

Травяной ярус разрежен, покрытие 40—50%, видовой состав: *Polypodium ussuriense* (Regel et Maack) Regel — sp/gr, *Lilium distichum* Nakai — sol, *Asparagus schoberioides* Kunth — sol, *Dioscorea nipponica* Makino — sol, *Girardinia cuspidata* Wedd. — sol, *Asarum sieboldii* Miq. — sol, *Hepatica asiatica* Nakai — sp/gr, *Atragene koreana* Kom. — sp/gr, *Jeffersonia dubia* (Maxim.) Benth. et Hook. fil. ex Baker et Moore — sol, *Caulophyllum robustum* Maxim. — sol, *Sedum pallescens* Freyn — sol, *Viola brachysepala* Mixim. — sol, *V. collina* Bess. — sol, *Aralia continentalis* Kitag. — sol, *Lysimachia clethroides* Dubysol.

Atragene koreana распространена отдельными группами и лишь на некоторых участках сплошь закрывает поверхность почвы.

Следует отметить, что *A. koreana* не была обнаружена предыдущими исследователями, по-видимому, из-за труднодоступности данного местообитания.

Таким образом, указанное местонахождение расширило ареал *A. koreana*, а флора СССР пополнилась новым видом.

Гербарные образцы хранятся во Владивостоке (VLA) и Ленинграде (LE).

Автор выражает искреннюю признательность за уточнение определения данного вида Д. П. Воробьеву и помощь в подготовке статьи С. С. Харкевичу.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. — Комаров В. Л. (1903). Флора Маньчжурии. 2, 1. Тр. Петерб. бот. сада, 22, 1.

Заповедник «Кедровая падь»,
Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 19 I 1981.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47+57)581.6

ПАМЯТИ ЛЕОНИДА ИГНАТЬЕВИЧА КАЗАКЕВИЧА (18 VIII 1893—20 I 1979)

Yu. Ya. ANIKIN, P. P. BEGUCHEV. IN MEMORIAM LEONIDA IGNATYEVICHA KAZAKEVICHA (18 VIII 1893—20 I 1979)

Советская биологическая наука понесла тяжелую утрату. 20 I 1979 г. в Волгограде на 86 году жизни скончался крупный ученый — ботаник, эколог растений, большой знаток флоры и растительности юго-востока европейской части СССР, один из виднейших сорняковедов, доктор биологических наук профессор Леонид Игнатьевич Казакевич.

Л. И. Казакевич родился 18 VIII 1893 г. в с. Колтуновщина Городокской волости Вилейского уезда Виленской губернии (ныне БССР), в семье учителя. Л. И. окончил естественное отделение физико-математического факультета Киевского университета и сельскохозяйственное отделение Киевского политехнического института. В 1916—1919 гг. Л. И. был научным сотрудником Краснокутской с.-х. опытной станции, где под руководством профессора В. С. Богдана приступил к детальному исследованию флоры и растительности засушливых районов. С 1919 по 1950 г. Л. И. работал на Саратовской областной с.-х. опытной станции, преобразованной затем последовательно в Институт засухи, Всесоюзный институт зернового хозяйства, Институт зернового хозяйства Юго-Востока СССР, Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока, пройдя здесь путь от лаборанта до заведующего лабораторией новых культур и сорных растений.

В порядке совместительства в саратовский период Л. И. занимал и другие должности: директора и затем заместителя директора по научной части Поволжской зональной станции лекарственных и ароматических растений, профессора кафедры ботаники Саратовского педагогического института и заместителя директора по научной части Всесоюзного института зернового хозяйства.

В 1936 г. Л. И. без защиты диссертации была присуждена ученая степень доктора биологических наук, в 1945 г. он получил звание профессора по специальности ботаника.

С 1950 по 1974 г. Л. И. работал заведущим кафедрой ботаники в Волгоградском сельскохозяйственном институте.

Хорошо зная флору и растительность юго-востока европейской части СССР, Л. И. много внимания уделял вопросам использования естественных растительных ресурсов: кормовых, лекарственных, ароматических, дубильных, волокнистых, каучуконосных и других полезных растений. Много лет он занимался исследованиями по биологии и экологии сорных растений и по борьбе с засоренностью полей.

Л. И. выделил типы травянистых многолетников по способам вегетативного возобновления и размножения, которые используются в работах многих исследователей, особенно при изучении лугопастбищных растений.

Список опубликованных Л. И. работ превышает 125 названий. В числе их книги, брошюры, статьи в журналах, сборниках научных трудов, рекомендации производству. Общий объем печатной продукции составляет более 150 печатных листов.

Л. И. был организатором и участником многих ботанических экспедиций и экскурсий по юго-востоку европейской части СССР, в результате которых выявлен ряд пищевых, кормовых и технических растений промышленного значения. Из числа лекарственных растений большое значение имеет валериана волжская *Valeriana wolgensis* Kazak., описанная Л. И. («Материалы к флоре Саратовского и Аткарского уездов», 1925).

В результате обследования эфирномасличных растений Юго-Востока были описаны новые внутривидовые таксоны полыни приморской *Artemisia maritima astrachanica* Kazak. (1927) и *A. maritima salina* B. Keller f. *citriodora* Kazak. (1928).

В своей биологической классификации травянистых многолетников Л. И. использовал систему Г. Н. Высоцкого. Большое значение работы Л. И. заключается в том, что он выявил ряд экологических закономерностей распределения жизненных форм — уменьшение числа стержнекорневых растений по мере перехода от меловых и сухостепных местообитаний к лесным, увеличение в том же направлении числа корневищных растений.

Л. И. много внимания уделял исследованию корневых систем и строения подземных органов представителей природной и культурной флоры, что позволило ему выделить ряд их групп по некоторым признакам. Л. И. впервые в СССР разработал траншейный метод исследования корневых систем травянистых растений, вошедший в мировую ботаническую литературу как метод Уивера—Казакевича (Л. И. стал применять этот метод одновременно с американским исследователем J. E. Weaver и независимо от него).

В работе Л. И. «Экология корневых систем», опубликованной в 1925 г., предложена классификация корневых систем в связи с особенностями вегетативного возобновления, распространения и размножения многолетников, а также ярусностью корневых систем. Здесь впервые обращено внимание на роль зародышевых корней в питании растений, особенно в засушливых условиях.

Много лет Л. И. посвятил интродукции полезных растений. Эта работа основывалась на испытании разных кормовых и технических растений, собранных экспедиционным путем. Он организовал обмен семенами с ботаническими садами всего мира. Под его руководством (одновременно с дальневосточными научными опытными учреждениями) был изучен и рекомендован в культуру пырейник сибирский *Elymus sibiricus* L. — многолетний кормовой злак сенокосного типа. Из числа дикорастущих местных видов в культуру введен ломкоколосник ситниковый *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski — ценное пастбищное растение, отличающееся высокой засухоустойчивостью, соле- и солонцеустойчивостью, отавностью, скороспелостью, долговечностью. На основе опытного изучения и проверки в производственных условиях в Саратовской обл. получила промышленное значение новая эфирномасличная культура — кориандр посевной *Coriandrum sativum* L., площади посева которой в предвоенный период достигали в Саратовской обл. 8 тыс. га.

Л. И. вывел новые сорта некоторых кормовых и технических растений: клещевины, кормового арбуза, африканского проса и сахарного сорго, для культуры которых были разработаны соответствующие агроприемы. В течение ряда лет Л. И. принимал активное участие в организации семеноводческих посевов этих растений в отдельных хозяйствах, создавая базу для обеспечения всех колхозов и совхозов Саратовской обл. собственными семенами.

Л. И. пользовался общепризнанным авторитетом в нашей стране в области изучения засоренности полей и борьбы с ней. Под его руководством выполнены обширные исследования по биологии опаснейших сорных растений юго-востока европейской части СССР и на основе этого разработаны способы борьбы с овсюгом, вьюнком, молоканом, осотом, острецом, горчаком, щетинником, гречишкой и другими сорными растениями, а также с растениями в конкретных их сочетаниях, встречающихся в полевой обстановке. После проверки в колхозах и совхозах юго-востока европейской части СССР эти мероприятия вошли в перечень агрономических правил для отдельных областей. Особое внимание Л. И. уделял очищению почвы от семенных и вегетативных зачатков сорных растений. Исследования прорастания семян сорняков позволили установить более широкое распространение явления гетерокарпии у этих растений, причем у широко распространенных видов овсюга и щетинника оно было изучено впервые.

Путем специально поставленных опытов по вновь разработанной методике

Л. И. установил, что вопреки обычным представлениям после обработок почвы происходят прорастание и последующая гибель большого количества семян сорняков, особенно в глубоких слоях пахотного горизонта.

Разработанные Л. И. новые методы изучения сорной растительности получили широкое применение в научных учреждениях и у отдельных исследователей, в частности такие методы: а) изучение подземных частей корневых систем растений, основанное на установлении распространения их в почве в естественных условиях; б) учет семенных и особенно вегетативных зачатков сорных растений в почве; в) производственное картирование засоренности полей, облегчающее организацию борьбы с сорной растительностью (широко применяется в разных областях СССР).

С 1948 г. Л. И. начал систематические испытания химических способов борьбы с сорняками, которые он вместе со своими учениками проводил более четверти века. Под руководством Л. И. на кафедре ботаники и фитопатологии Волгоградского сельскохозяйственного института изучали действенность более 20 типов гербицидов отечественного и зарубежного производства, главным образом на такие корнеотпрысковые сорняки, как горчак, осот, вьюнок, латук.

Свои исследования Л. И. умело связывал с запросами практики, благодаря чему многие его рекомендации нашли широкое применение в сельскохозяйственном производстве и других отраслях народного хозяйства. Л. И. активно выступал на страницах периодической печати по целому ряду насущных вопросов производственной деятельности совхозов и колхозов.

Для Л. И. были характерны умение и большое желание передавать свои знания молодым сотрудникам и аспирантам, широкая и глубокая эрудиция. Он был опытным педагогом-методистом, создавшим целую школу исследователей. Под его руководством подготовлено и защищено 20 кандидатских и докторских диссертаций.

Из жизни ушел человек большой эрудиции, высокой культуры, всегда чуткий и внимательный к людям, особенно к молодежи. В лице Л. И. Казакевича мы потеряли большого исследователя и высоко принципиального и скромного человека.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Л. И. КАЗАКЕВИЧА

1921. Материалы к биологии растений Юго-Востока России. Главнейшие типы вегетативного возобновления и размножения. Изв. Саратов. обл. с.-х. опытн. ст., 3, 2—3 : 99—117.

О главнейших типах вегетативного размножения растений Юго-Востока России. Дневник I съезда русск. бот. в Петрограде в 1921 г., 5 : 83—84.

1922. Виды и формы валерианы на Юго-Востоке. Журн. опытн. агрономии Юго-Востока, 1, 2 : 58—72.

1923. Дикорастущие лекарственные растения Юго-Востока. В кн.: Краткий обзор опытн.-исслед. деят. Саратов. обл. с.-х. опытн. ст. Саратов : 105—114.

Краткий ботанико-географический очерк Юго-Востока. В кн.: Краткий обзор опытн.-исслед. деят. Саратов. обл. с.-х. опыт. ст. Саратов : 23—24.

1925. Материалы к флоре Саратовского и Аткарского уездов. Тр. Саратов. общ. естествоисп., 1, 4 : 24.

Экология корневых систем. В кн.: Краткий отчет отд. прикл. бот. Саратов. обл. с.-х. опытн. ст. за 1924 г. : 3—9.

1926. Горчак (*Acroptilon repens* (L.) DC.) как сорное и ядовитое растение. Журн. опытн. агрономии Юго-Востока, 3, 1 : 116—120.

Корневые системы растений Нижнего Поволжья. В кн.: Дневник II Всессюзн. съезда бот. в Москве в 1925 г. М.: 86—87.

Результаты исследования лекарственных, душистых и технических растений Нижнего Поволжья. В кн.: Лекарств. и техн. растения СССР. Тр. I. Всесоюзн. совещ. лекарств, и техн. раст. и лекарств. сырья. (28 V—1 VI 1925). М. : 351—352.

1927. География кендыря. Кендырь в Нижнем Поволжье. Бюл. Кендырь бюро, 2. М.: 43—47.

Новая полынь Нижнего Поволжья, дающая камфару как главную составную часть эфирного масла. Журн. опытн. агрономии Юго-Востока, 4, 2 : 410—421. (Совместно с А. А. Рихтером, О. Ю. Соболевской, К. Т. Сухоруковым).

1928. Дикорастущие душистые растения Нижнего Поволжья и их эфирные масла. Журн. опытн. агрономии Юго-Востока, 5, 2 : 157—210. (Совместно с О. Ю. Соболевской).

Работы отдела прикладной ботаники Саратов. обл. с.-х. опытной станции по изучению кендыря. Бюл. Кендырь бюро, 3. М. : 75—79.

1929. Дикорастущие лекарственные, питательные и технические растения Калмыцкой автономной области. Калмыцкая степь, 1—3. Астрахань: 66—95.

Кермеки Нижнего Поволжья. Журн. опытн. агрономии Юго-Востока. 7, 1 : 119—139.

1932. Материалы к микологической флоре Нижнего Поволжья. Тр. по лекарств. и ароматич. растен. Саратов: 131—156. (Совместно с А. А. Присяжнюком).

1933. Основы районирования засоренности зерновой зоны и главнейшие мероприятия по борьбе с сорняками. Сталинград, Н.-Волжск. краев. кн. изд.: 110.

1934. Районирование Нижнего Поволжья по засоренности полей. Соц. зерн. хоз., 6 : 136—147.

1935. Районы распространения сорняков в Нижнем Поволжье (районирование Нижнего Поволжья по засоренности полей). В кн.: Борьба с сорной растит. Материалы II Всес. совещ. по борьбе с сорняками при Всес. инст. защиты раст. (ВИЗР), М.; Л. : 30—43.

Указания по борьбе с вьюнком (*Convolvulus arvensis* L.). В кн.: Основные указания по борьбе с сорн. растит. Тр. ВАСХНИЛ, сер. IX, 1. М.; Л. : 26—31.

1940. Инструкция по методике и технике полевых опытов на стационарах для опытных учреждений Юго-Востока СССР. Соц. зерн. хоз., 4 : 151—157.

Карантинные сорняки. В кн.: Кратк. руковод. по апроб. полевых культур. Саратов, Саратов. облгиз. : 74—80.

1942. Лекарственные растения Саратовской обл., их сбор и заготовка. Саратов, Саратов. облгиз.: 82.

Меры борьбы с острецом. Докл. ВАСХНИЛ, 3—4 : 36—40.

1943. Американский и сизый волоснецы — новые перспективные кормовые злаковые травы на Юго-Востоке. Информ. научн. бюл. Инст. зерн. хоз. Юго-Востока СССР, 2. Саратов : 17—20.

Возделывание кормовых бахчевых культур на Юго-Востоке. Информ. научн. бюл. Инст. зерн. хоз. Юго-Востока СССР, 4. Саратов : 12—15.

1944. Возделывание каучуконосов на Юго-Востоке. Научн. отчет Инст. зерн. хоз. Юго-Востока СССР за 1941—1942 гг. М. : 66—85.

1947. Инструкция по учету засоренности полей. Тр. науч.-методич. конференции с.-х. опытн. учреждений Юго-Востока СССР. Саратов : 37—46.

Очищенные почвы от вегетативных зачатков корнеотпрысковых сорных растений. Научн. отчет Инст. зерн. хоз. Юго-Востока СССР за 1943—1945 гг. Тр. Инст., XI. Саратов : 129—140.

Сахарное сорго на Юго-Востоке. Научн. отчет Инст. зерн. хоз. Юго-Востока СССР за 1943—1945 гг. Тр. Инст., XI. Саратов : 361—369.

1950. Как очистить поля от сорняков. Саратов, Саратов.: облгиз: 116. (Совместно с Б. М. Смирновым).

1952. Карантинные и трудноотделимые сорные растения. В кн.: Руковод. по апроб. полевых культур на Юго-Востоке СССР. Саратов, Саратов. облгиз: 164—174.

Новые кормовые культуры. Саратов, Саратов. облгиз : 100.

1954. Лекарственные растения Сталинградской области. Сталинград, Сталингр. кн. изд.

1955. Волоснец сизый как новая кормовая трава для коренного улучшения полупустынных пастбищ и укрепления смытых склонов. Тр. Сталинград. с.-х. инст. VI. Сталинград : 92—111.

Применение гербицидов для уничтожения сорных растений в посевах. Итоги научн.-исслед. работы проф.-преп. состава за 1954 г. (Материалы к научной конференции 1955 г.) Сталинград, Сталинград. с.-х. инст. : 76—78.

1956. Развитие корневой системы кукурузы в Волго-Ахтубинской пойме. Докл. научной конф. Сталинград, Сталинград. с.-х. инст.: 108—113.

Роль сизого волоснеца в коренном улучшении полупустынных пастбищ Нижнего Поволжья. Науч. конф. по рац. кормл. и содерж. продуктивных животных. Московская ветеринарная академия. Тез. докл., 3 : 48—49.

1958. Динамика развития корневой системы кукурузы. В кн.: Культура кукурузы в СССР.

1959. Борьба с засоренностью полей Сталинградской области. Сталинград, Сталинград. облгиз.

Волоснец ситниковый — перспективная культура для освоения солонцов. М., Изд. МСХ СССР : 10. (Совместно с Ю. Я. Аникиным).

1960. Острец. Биология сорных растений. (Пособие для учителей). М., Учпедгиз РСФСР : 57—83.

Сортовые различия в строении корневой системы кукурузы. Итоги науч.-исслед. работы Сталинград. с.-х. инст. за 1957 г., 2 : 25—30.

1964. Применение гербицидов остаточного действия в посевах кукурузы на Юго-Востоке. Тр. Волгоград. с.-х. инст., XVI : 222—234. (Совместно с Л. П. Москаленко).

Химические способы борьбы с сорняками на посевах и угодьях. Брошюра из серии «Защита урожая». Волгоград, Н.-Волжск. кн. изд.: 3—20.

1966. Карантинные трудноотделимые злостные и ядовитые сорняки. Руковод. по апроб. полевых культур на Юго-Востоке. 5-е перераб. изд. Саратов, Приволжск. кн. изд.; 175—190. (Совместно с Б. М. Смирновым).

Ю. Я. Аникин, П. П. Бегучев.

Волгоградский
государственный педагогический институт,
Волгоградский сельскохозяйственный институт.

Получено 21 X 1980.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 03 : 502.7 (477.75)

И. В. Крюкова, Ю. А. Лукс, Л. А. Привалова. Заповедные растения Крыма. Справочник. — Симферополь: Таврия, 1980. 96 с., 54 ил. Ц. 65 к. Т. 50 000.

E. G. BOBROV. *I. V. KRYUKOVA, YU. A. LUX, L. A. PRIVALOVA.*
PLANTS OF THE RESERVATIONS OF THE CRIMEA. A REFERENCE BOOK. 1980

Это привлекательная книжка: она изящна, нарядна, композиционно превосходно сделана, и в то же время это справочник. Книжку приятно взять в руки, ее хочется внимательно посмотреть и начать читать. Сразу же становится ясным, что к этому справочнику придется обращаться часто — так он интересен и информативен. Фактический материал заслуживает полного доверия; авторы книжки — известные ботаники, знатоки крымской флоры.

В коротком тексте «Предисловия» помещена справка из официальных документов Международного союза охраны природы и природных ресурсов. Рассказано о месте растений в экономике природы. Дана общая характеристика основополагающих принципов охраны природных ресурсов. Отмечена специфика Крыма и его флоры как части советской территории, особенно нуждающейся в охране. Указано, что задача книжки — рассказ о заповедных растениях Крыма и о формах природоохранной работы.

В главе «Зеленые богатства Крыма» характеризуются флора и растительность Крыма, а также хозяйственная деятельность людей и ее влияние на растительный покров. Природоохранная работа ведется довольно широко в 170 охраняемых объектах, включая 25 заповедных парков; в главе дано описание этих объектов. Подчеркнуто, что охрана осуществляется только в заповедниках, тогда как в заказниках и так называемых памятниках природы практически не действуют никакие запреты. В этой коротенькой главе намечена некоторая программа работы на будущее.

Основная глава — «Заповедные растения». Здесь отмечены все растения, объявленные органами государственной власти заповедными и включенные в «Красные книги». Для Крыма это — растения, внесенные в «Красную книгу СССР» (1978) и в «Красную книгу УССР» (1980), 54 вида, заповеданные решением Ялтинского горисполкома (1971), и все декоративные и лекарственные растения Крыма, перечисленные в постановлениях Крымского облисполкома (1972, 1977). В общем списке особо отмечены виды, включенные в «Список Международного союза охраны природы и природных ресурсов» (1976).

Список составлен по алфавиту русских названий видов; каждый вид имеет коротенькую морфологическую характеристику, справку о местообитании, о распространении в Крыму и за пределами Крыма. Превосходно воспроизведенные цветные фотографии 42 видов и трех ландшафтов не только украшение книжки, они являются хорошей характеристикой видов.

Уместно сделать несколько замечаний о списке заповедных видов Крыма.

Сосну Станкевича следует называть калабрийской — *Pinus brutia* Ten.; это — восточносредиземноморский вид, крымские местообитания которого являются самыми северными и реликтовыми. Ландыш майский, может быть, и встречается в лесной части Крыма, но на цветной фотографии в рецензируемой книжке изображен *Convallaria transcaucasica* Utkin.

В список заповедных видов следовало бы, по нашему мнению, включить головчатку Дмитрия *Cephalaria demetrii* Bobr. — эндемичный вид Карадага. Нужно бы включить также и хвойник древесный *Ephedra arborea* Lag., едва ли не единственное местонахождение которого — скалы западного побережья Аюдага; за пределами Крыма этот вид известен на адриатическом берегу Югославии.

Эта глава заключается перечнем 37 прибрежных растений, которым грозит уничтожение из-за разного рода строительных работ и эксплуатации пляжей.

Третья глава книжки — «Что стоит за строкой Красных книг». Здесь у каждого вида, внесенного в перечень, указана категория, к которой он должен быть отнесен: I — исчезающие виды (требуются специальные меры охраны), II — очень редкие (грозит исчезновение), III — сокращающие свою численность из-за деятельности человека. Основной текст главы — изложение программы мероприятий, способных помочь природоохранному делу: воспитательная работа в школе и др.

В Приложении I помещены тексты постановления Совета Министров УССР и решений Крымского облисполкома, а также Ялтинского горсовета по охране растений дикорастущей флоры Крыма с указанием суммы денежных штрафов за то или иное повреждение растений; приложение II — сводный список заповедных растений Крыма. В конце книжки напечатан небольшой список рекомендуемой для чтения по этой теме литературы.

В заключение следует отметить, что набор и корректура здесь почти безупречны, редактирование текста хорошее. Читатели будут благодарны авторам, издательству «Таврия» и Белоцерковской книжной фабрике за их работу.

Е. Г. Бобров.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 II 1981.

УДК 019.941.002.01 : 581.55 : (634.0.232.4+581.526.35) (470.5)

Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Отв. ред. В. И. Василевич — Л.: Наука, 1980. — 254 с. Т. 850. Ц. 3 р.

B. M. MIRKIN. *(A REVIEW)*. COMPONENTS INTERRELATIONS
OF FOREST AND BOG ECOSYSTEMS OF THE MIDDLE PREDURALYE TAIGA. 1980

Рецензируемая монография — коллективный труд, написанный по результатам исследований сотрудников Ботанического института АН СССР (В. И. Василевич, М. С. Боч, Т. В. Бибикова), Печоро-Илычского заповедника (В. З. Рубинштейн), Коми филиала АН СССР (Т. П. Константинова), Пермского государственного университета (Н. М. Пахоруков), Московского педагогического института им. Н. К. Крупской (Л. Е. Поспелов) и Московского зоопарка (Н. Р. Рубинштейн).[1] Эпиграфом книги могут быть слова, сказанные М. С. Боч и В. И. Василевичем на первых ее страницах: «Наука о природе вступила в ту фазу развития, когда успешное познание ее закономерностей невозможно без комплексных исследований» (с. 4). Однако комплексные исследования, особенно когда объединяются вместе усилия исследователей из разных и административно независимых научных учреждений, — дело сложное. Как правило, охватить все связи экосистемы не удается и потому приходится оперировать лишь их частью, что осложняет интерпретации. В рецензии на изданную Карельским филиалом АН СССР книгу «Закономерности развития и взаимосвязей луговых биогеоценозов» (Миркин, 1979) мы обсуждали крайне неудачный и формальный вариант такого биогеоценотического комплексирования. Новая монография о связях в экосистеме, написанная по результатам исследований (также с весьма скромными условиями финансирования), является разительным контрастом к книге исследователей из Петрозаводска. Она обладает двумя неоспоримыми достоинствами: 1) тщательной продуманностью методики сбора и обработки данных и последовательной статистичностью оценок, опирающихся на корректный, хотя и, с точки зрения рецензента, не всегда оптимальный, математический аппарат; 2) полной документированностью всех выводов, хорошо составленными таблицами.

В то же время в работе есть немало положений дискуссионного характера, и мы сконцентрируем внимание именно на них, так как критическое обсуждение опыта комплексирования будет полезным для многих коллективов, которые также испытывают трудности в выборе методов и подходов, позволяющих наилучшим образом увязывать значения о разных компонентах экосистемы в единое целое. Вначале укажем перечень глав монографии, что позволит нам далее обсуждать их в произвольном порядке.

Книга включает следующие главы: Введение (М. С. Боч, В. И. Василевич, с. 3—12), 1. Природные условия (Т. П. Константинова, Т. В. Бибикова, с. 13—17), 2. Эвристико-статистический метод классификации растительности (В. И. Василевич, с. 18—31), 3. Растительные ассоциации якшинского профиля (М. С. Боч, В. И. Василевич, Т. В. Бибикова, с. 32—61), 4. Классификация сосновых лесов якшинского участка (С. Г. Самбук, с. 62—64), 5. Болота якшинского участка (М. С. Боч, Н. М. Оленская, с. 65—86), 6. Ординация видов растений по градиенту влажности (В. И. Василевич, Т. В. Бибикова, с. 87—92), 7. Выделение эколого-фитоценотических групп видов на основе межвидовых сопряженностей методом послойного анализа (В. И. Василевич, с. 93—100), 8. Почвы якшинского профиля (Т. П. Константинова, с. 101—141), 9. Муравьи якшинского профиля (В. З. Рубинштейн, с. 142—159), 10. Пауки якшинского профиля (Н. М. Пахоруков, с. 160—171), 11. Численность и распределение птиц на якшинском профиле, (Н. Р. Рубинштейн, с. 172—177), 12. Взаимосвязь почв и растительности (В. И. Василевич, Т. П. Константинова, с. 178—210), 13. Связь некоторых групп животного населения с растительными группировками (В. И. Василевич, Н. М. Пахоруков, В. З. Рубинштейн, Н. Р. Рубинштейн, с. 211—223), 14. Связь мезофауны подстилки с растительными группировками (Т. В. Бибикова, Л. Е. Поспелов, с. 224—229), 15. Экологические шкалы болотных растений (А. П. Сокол, с. 230—240).

---

[1] Место работы трех авторов (Н. М. Оленская, С. Г. Самбук, А. П. Сокол) в книге не указано.

Несмотря на стремление авторов к цельности, по существу книга воспринимается как сборник и некоторые ее главы прямо не связаны с основным стержнем обсуждаемой проблемы. «Красную нить» книги составляют лишь «Введение» и главы 1—3, 8—14. Главы 6, 7 и 15 представляют «жанр» методического этюда, глава 5 — обширный геоботанический очерк растительности болот более или менее автономного содержания. Наконец, глава 4 — также геоботанический очерк сосновых лесов, но настолько лаконичный и потому малоинформативный, что вообще выглядит неким «аппендиксом» монографии. Соответственно мы больше внимания уделим главам, связанным «красной нитью», и лишь после завершения их обзора коснемся методических этюдов, оставив оба очерка за пределами рецензии. Такая расстановка акцентов связана с тем, что рецензируемый труд ценен не только как углубленная характеристика интересного в геоботаническом отношении района, но и как методическое руководство для аналогичных исследований других ландшафтов.

В методическом плане особый интерес представляет «Введение», где формулируются общие установки, которыми руководствовались авторы. В частности, показано, что изучение связей компонентов экосистем крайне рисковано проводить на отдельных эталонах (что имеет место в большинстве биогеоценологических стационаров) и необходим массовый материал, так как связи эти носят статистический характер: «Выбор лишь отдельных типов биогеоценозов весьма субъективен, так как не ясно, какие именно типы нужно отбирать для правильной оценки взаимосвязей и каким числом повторностей ограничиться. . . Показатели варьирования любого признака зависят от того, какой набор типов взят. Если взять лишь сильно отличающиеся между собой типы, то получатся очень сильные и четкие взаимосвязи (что, увы, составляет основу представлений нашей биогеоценологии. — *Б. М.*). Если добавить к ним промежуточные типы, то взаимосвязи ослабнут» (с. 5).

Как реалистическая воспринимается мысль авторов о том, что «полностью репрезентативную выборку в реальных условиях получить невозможно» (с. 6). Исходя из объективных сложностей, предлагается компромисс между желаемым и возможным: авторы дают разумную схему сбора материалов на профилях, которые сочетают достаточное соответствие разнообразию ландшафта и физическую доступность для исследователей (вдоль просек). В ходе реализации намеченной программы было заложено три профиля длиной 12, 11 и 7 км с приближающимся к сотне количеством учетных площадей (20×20 м) на каждом из них. Внутри больших пробных площадей закладывались серии по 20 площадок (0.5×1 м^2). При учетах зоокомпонентов в зависимости от их подвижности в методику получения исходных данных вносили соответствующие уточнения: для учета птиц и муравьев с крупными муравейниками были закартированы полосы вдоль трансект шириной соответственно в 200 и 60 м. В основу книги были положены результаты исследований на первом (Якшинском) профиле.

Несмотря на то что глава о классификации невелика по объему, она очень важна для такой монографии, так как именно от понимания типа сообщества и формализованности методов его выделения зависит сопоставление мозаик растительности, среды и зоокомпонентов, что и является конечной целью экосистемного исследования связей. В. И. Василевич кратко реферирует некоторые методы классификации — методику Браун-Бланке, «блок-метод» автора рецензии, количественные методы классификации и далее описывает свой оригинальный эвристико-статистический метод классификации.

Рецензент считает, что три прореферированных подхода никак нельзя противопоставить друг другу, так как это пример сильно пересекающихся множеств. Подход Браун-Бланке — это не методика, а методология с развитой логикой всех этапов от аналитического до синтаксономического. В настоящее время выполняется немало работ, где количественные методы используются на синтетическом этапе установления фитоценонов, а далее проводится более или менее традиционный синтаксономический анализ. Как раз таким методом (кстати, также количественным, и неясно, почему противопоставленным им и выделенным в самостоятельный ранг) является и «блок-метод», который уже неоднократно использовался для выделения единиц в объеме синтаксонов Браун-Бланке. Таким образом, метод Браун-Бланке — это классификация на основе флористических критериев, опосредованно отражающих условия местообитания. Он может быть реализован и на качественном, и на количественном уровнях, и уж если его можно противопоставить какому-то другому подходу, то лишь физиономическому.

В этом плане эвристико-статистический метод (статистически корректный, как все методы, которыми работает В. И. Василевич) — это по существу очередная модификация метода фитоценологических таблиц Браун-Бланке, так как и в этом случае также имеет место диалог интуиции и количественного метода. При классическом упорядочении описаний в таблице гипотеза исследователя также проверяется количественно, хотя и не используются специальные алгоритмы. В целом же высказывания В. И. Василевича о том, что он исходит «из сложившегося в советской геоботанике понимания растительной ассоциации, согласно которому она объединяет сообщества, сходные по преобладающим видам» (с. 16), воспринимается как инерционное. Все разнообразие сообществ он уместил всего в 14 единиц (три типа сосняков, три типа ельников и восемь ассоциаций болот), хотя при строгом следовании «сложившемуся пониманию» по доминантам можно выделить несколько десятков единиц. Единицы, выделенные В. И. Василевичем и М. С. Боч, хорошо опосредованы экологически и флористически и потому близки по объему к ассоциациям и субассоциациям Браун-Бланке. Само по себе извлечение квадратного корня из оценок покрытия видов при расчете эвклидовых дистанций, которое предлагает В. И. Василевич, уже в значительной мере снимает роль доминантов. Наконец, ассоциации Браун-Бланке также не какой-то абстрактный набор диагностических видов, но имеют свою физиономию, причем нередко выделенные по набору видов фитоценоны называют именно по доминантам. Потому в целом выбор «характерных доминантов», который проводит Василевич своим методом (при этом роль видов-доминантов с широкой амплитудой доминирования игнорируется самой процедурой классификации), по духу так близок пониманию роли доминантов сторонниками флористико-социологического направления, что большинство из них охотно подпишутся под эвристико-статистическим методом как вполне соответствующим задачам синтетического этапа классификационной процедуры Браун-Бланке. Эвристико-статистический метод более трудоемок, чем метод фитоценологических таблиц, но, конечно, более точен.

Давая составленной классификации, как и предложенному методу, высокую оценку, следует еще раз вернуться к обсуждению правомерности использования термина «ассоциация» для наименования единиц, выделенных по доминантам (это не относится к единицам Василевича, которые хорошо опосредованы и физиономически, и флористически). Видимо, и для советских геоботаников целесообразнее придерживаться международного понимания этой единицы, данного Брюссельским конгрессом в 1910 г., как объединения сообществ со сходным флористическим составом, на чем настаивал кстати и крупнейший эколог второй половины нашего столетия R. Whittaker (1973), предлагавший для доминантных единиц понятие «доминантный тип». Наконец, сегодня уже нельзя столь безоговорочно и однозначно говорить о традиционном для нашей страны понимании объема ассоциации как объединения сообществ со сходными доминантными видами, так как флористическое понимание ассоциации становится все более популярным и среди отечественных фитоценологов (Миркин, 1978; Міркін, Шеляг-Сосонко, 1979; Миркин, Шеляг-Сосонко, 1980, и многие другие).

Самой высокой оценки заслуживает глава о почвах, иллюстрирующая общую тенденцию перехода почвоведов от традиционных точечных оценок свойств почв к интегральным, полученным путем статистической обработки массового материала и позволяющим оценить объект в его естественном варьировании и единстве непрерывности и дискретности. Очень корректно написаны главы о зоокомпонентах.

Главы о связи растительности с почвами и зоокомпонентами являются, безусловно, кульминацией монографии, где «посеянные» методом рендомизации учеты компонентов экосистем дают обильные и доброкачественные плоды. Василевич и соавторы доказывают достаточно широкие амплитуды вариации ассоциаций по характеру почв, что является еще одним аргументом против субъективных методов «взаимокартирования» почв и растительности в целях достижения полного совпадения рисунков за счет «подтягивания» контуров одной карты к другой.

Общебиологический интерес представляет количественная оценка различия уровня зависимости связей разных элементов фаунистического блока экосистем от характера растительности.

В заключение рецензии — о трех «методических этюдах», включенных в книгу. В первом из них описан опыт ординации по фактору увлажнения видов с использованием метода, который в 50-х годах геоботаники школы Висконсин использовали для оценки положения на градиентах увлажнения и сукцессии. Полученный результат полноценен, однако с меньшими затратами труда его можно было бы получить, воспользовавшись другим висконсинским методом — композиционной ординацией, который был недавно оптимизирован для условий применения ЭВМ уфимскими геоботаниками (Миркин и др., 1978). Аналогично положение с выделением групп сопряженных видов методом послойного анализа, которое описано в следующем «этюде»: использованный метод биологичен, но неудобен как алгоритм программы для ЭВМ. Автоматический метод дендрограммы уфимских авторов, который В. И. Василевич критикует за нивелирование разницы между стенотопами и эвритопами, тем не менее хорошо вскрывает эту разницу. Более того, специальный алгоритм для ЭВМ позволяет после этого обработать матрицу и показать отношение всех групп друг к другу, степень их стенотопности и даже разнокачественность видов внутри групп.

Интересные исследования экологии растений болот (оценка их связи с десятью эдафическими факторами квадратом корреляционного отношения и построением эмпирических амплитуд распределений) выигрыли бы при использовании уфимских методов градиентного анализа, которым кстати положительную оценку дал В. И. Василевич (1980), подчеркнувший, что уфимцы первыми поставили этот метод на строгие статистические рельсы.

Заканчивая рецензию, остается подчеркнуть, что высказанные замечания не снимают общего самого благоприятного впечатления от этой по настоящему умной книги. Бездумный счет на ЭВМ по готовым, но неосмысленным программам, который осуждает В. И. Василевич, безусловно страшнее, чем иллюстрируемое книгой замедленное внедрение ЭВМ в практику геоботанических исследований. И все-таки не хотелось бы противопоставлять рациональность мышления и использование ЭВМ. От полноты слияния и взаимопроникновения статистико-биологической грамотности и быстродействующих ЭВМ нужно ожидать наибольшего прогресса современной геоботаники и экологии.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1980). (*Рец.*) *Миркин Б. М.*, *Розенберг Г. С.* Фитоценология. Принципы и методы. Бот. ж., 65, 1. — Миркин Б. М. (1978). Метод классификации растительности по Браун-Бланке и современная отечественная фитоценология. Бюл. МОИП, отд. биол., 83, 3. — Миркин Б. М. (1979). (*Рец.*) Закономерности развития и взаимосвязей луговых биогеоценозов. Бот. ж., 64, 1. — Миркин Б. М., Бубличенко А. В., Розенберг Г. С. (1978). Композиционная ординация: условия применения и оптимизация техники. В кн.: Статистические методы анализа почв, растительности и их связи. Уфа. Башк. фил. АН СССР. — Міркін Б. М., Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1979). Актуальні питання класифікаціі рослинності. Укр. бот. ж., 36, 6. — Миркин Б. М., Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1980). Об экологических классификациях растительности. В кн.: Вопросы геоботаники и луговедения Башкирии. Уфа. Башк. фил. АН СССР. — Whittaker R. H. (1973). Dominance-types. In: Handbook of vegetation science, 5. Ordination and classification of vegetation. The Hague, Junk.

Б. Миркин.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 6 II 1981.

CONTENTS

Page

J. I. Leplinsky. The length of wood fibres in woody plants. I. The length of wood fibres in a trunk of a tree 3

B. N. Norin, L. I. Kitsing. The stages of formation of the plant communities in the mountaineous tundras of the Putorana plateau 15

L. R. Petrova, V. A. Bannikova. Morphology of the reproductive organs and anthecology of *Zizania latifolia* (*Poaceae*) 26

L. E. Vodolazsky. Development of structure in ontogenesis of *Chamaenerion angustifolium* and *Chamaenerion angustissimum* (*Onagraceae*) 33

COMMUNICATIONS 49

L. I. Oryol, E. A. Golubeva. The acetolysis-resistant wall of tapetal cells in sporophylls of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*). (49). — **G. P. Yakovlev, O. A. Svijazeva, F. Batchili**. On the genus *Ammodendron* (*Fabaceae*). (54). — **N. S. Probatova, A. P. Sokolovskaya**. Synopsis of chromosome numbers in *Poaceae* from the Soviet Far East. I. The tribes *Oryzeae*, *Brachypodieae*, *Triticeae*. (62). — **V. N. Egorova**. The structure and dynamics of coenopopulations of *Bromus inermis* (*Poaceae*) in the floodplain coenoses of Oka River. (71). — **O. P. Kamelina, G. V. Yakovleva**. Megasporogenesis and development of the embryo sac in *Dianthus caryophyllus* (*Caryophyllaceae*). (80). — **Z. J. Vetrova**. On the changes in the flora of *Euglenophyta* of the Crimea during the last 15 years. (88). — **I. F. Udra**. Interpretation of palaeogeographical situation of Polessye and the neighbouring regions on the basis of botanical data. (94). — **T. I. Zaikonnikova**. Cytological study of some species of the genus *Sorbus* (*Rosaceae*). (100). — **A. I. Maximov**. Some new data on the ecology and distribution of *Sphagnum subfulvum* in the Karelian ASSR. (104). — **T. M. Beliaeva**. The genus *Youngia* (*Asteraceae*) from the Far East. (106). — **I. V. Makarova, G. I. Syomina**. New data on the morphology and distribution of *Thalassiosira hyalina* (*Bacillariophyta*). (109).

FLORISTIC FINDINGS 112

D. D. Basargin. Adventive species of the genus *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) from the Far East. (112). — **V. I. Matveev, E. G. Biryukova, N. S. Ilyina, A. A. Ustinova**. New plant species for the flora of Kuibyshev district. (114). — **R. I. Korkishko**. *Atragene koreana (Ranunculaceae)* — new species for the flora of the U. S. S. R. (116).

OBITUARIES 118

Yu. Ya. Anikin, P. P. Beguchev. In memoriam Leonida Ignatyevicha Kazakevicha (18 VIII 1893—20 I 1979). (118).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 122

E. G. Bobrov. *I. V. Kryukova, Yu. A. Lux, L. A. Privalova*. Plants of the reservations of the Crimea. A reference book. 1980. (122). — **B. M. Mirkin**. (*A review*). Components interrelations of forest and bog ecosystems of the Middle Preduralye taiga. 1980. (123).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Ю. И. Леплинский. Длина волокон древесины у древесных растений. I. Длина волокон древесины в стволе древесного растения 3

Б. Н. Норин, Л. И. Китсинг. Стадии формирования растительных сообществ в горных тундрах плато Путорана 15

Л. Р. Петрова, В. А. Банникова. Морфология репродуктивных органов и антэкология *Zizania latifolia* (*Poaceae*) 26

Л. Е. Водолазский. Развитие структуры в онтогенезе *Chamaenerion angustifolium* и *Chamaenerion angustissimum* (*Onagraceae*) 33

СООБЩЕНИЯ 49

Л. И. Орел, Е. А. Голубева. Ацетолизоустойчивая оболочка тапетальных клеток микроспорофиллов *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*). (49). — **Г. П. Яковлев, О. А. Связева, Ф. Батшили.** О роде *Ammodendron* (*Fabaceae*). (54). — **Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская.** Конспект хромосомных чисел *Poaceae* советского Дальнего Востока. I. Трибы *Oryzeae*, *Brachypodieae*, *Triticeae*. (62). — **В. Н. Егорова.** Структура и динамика ценопопуляций *Bromus inermis* (*Poaceae*) в пойменных ценозах реки Оки. (71). — **О. П. Камелина, Г. В. Яковлева.** Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Dianthus caryophyllus* (*Caryophyllaceae*). (80). — **З. И. Ветрова.** Об изменении флоры эвгленовых водорослей Крыма за последние 15 лет. (88). — **И. Ф. Удра.** Интерпретация палеогеографической обстановки Полесья и окружающих его районов на основе ботанических данных. (94). — **Т. И. Заиконникова.** Цитологическое изучение некоторых видов рода *Sorbus* (*Rosaceae*). (100). — **А. И. Максимов.** Новые сведения об экологии и распространении *Sphagnum subfulvum* в Карельской АССР. (104). — **Т. М. Беляева.** Род *Youngia* (*Asteraceae*) на Дальнем Востоке (106). — **И. В. Макарова, Г. И. Семина.** Новые данные о морфологии и распространении *Thalassiosira hyalina* (*Bacillariophyta*). (109).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 112

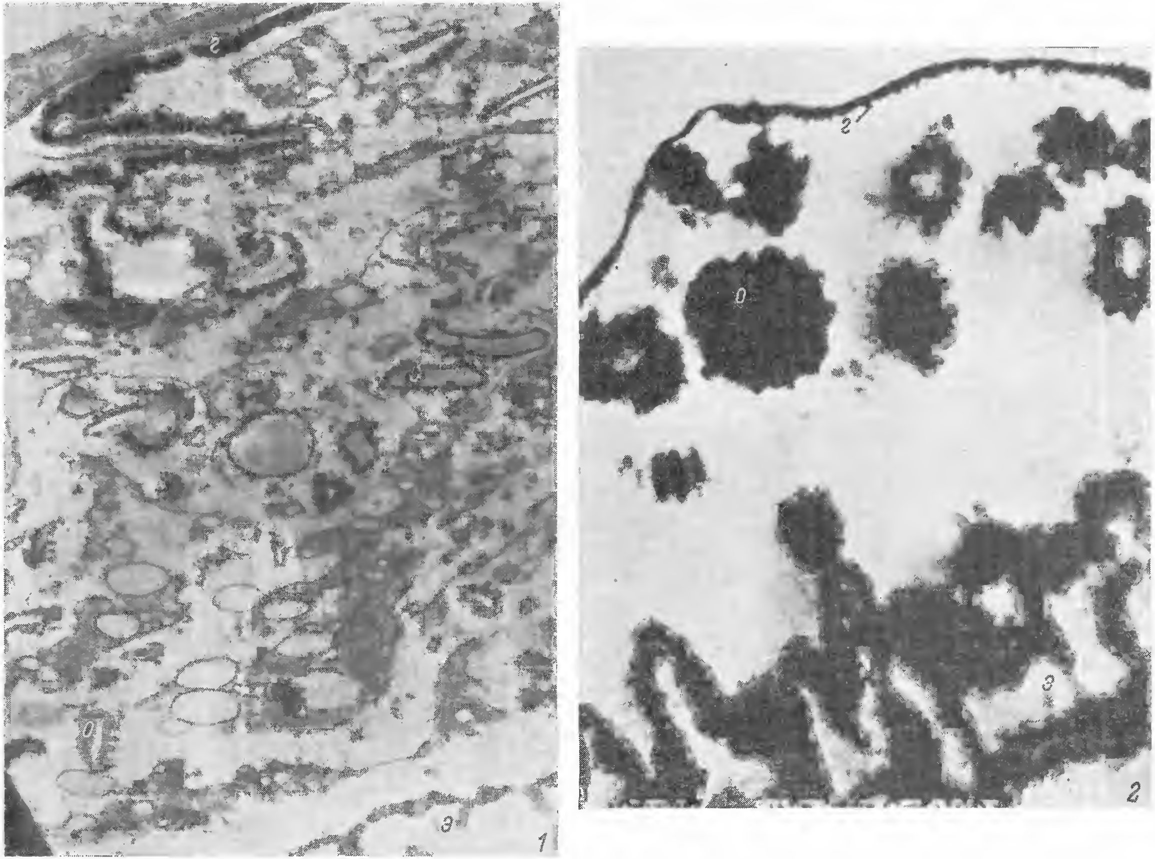
Д. Д. Басаргин. Адвентивные виды рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) на Дальнем Востоке. (112). — **В. И. Матвеев, Е. Г. Бирюкова, Н. С. Ильина, А. А. Устинова.** Новые виды растений для флоры Куйбышевской области. (114). — **Р. И. Коркишко.** *Atragene koreana* (*Ranunculaceae*) — новый вид для флоры СССР. (116).

ПОТЕРИ НАУКИ 118

Ю. Я. Аникин, П. П. Бегучев. Памяти Леонида Игнатьевича Казакевича (18 VIII 1893—20 I 1979). (118).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 122

Е. Г. Бобров. *И. В. Крюкова, Ю. А. Лукс, Л. А. Привалова.* Заповедные растения Крыма. Справочник. 1980. (122). — **Б. М. Миркин.** (*Рецензия*). Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. 1980. (123).



Участки двух соседних клеток тапетума микроспорангия (рис. 1) и поперечного среза ацетолизированного микроспорангия (рис. 2) *Pinus sylvestris.*

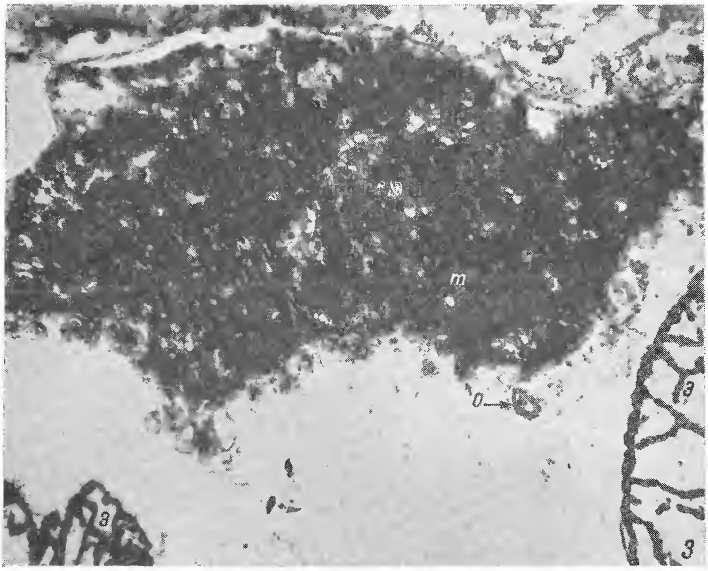
Рис. 1: плазмалемма тапетальных клеток разрушена, орбикулы беспорядочно располагаются среди клеточных органелл. Электронноплотный материал виден на наружной и частично радиальной сторонах клетки (глутаральдегид, осмий, ×9000).

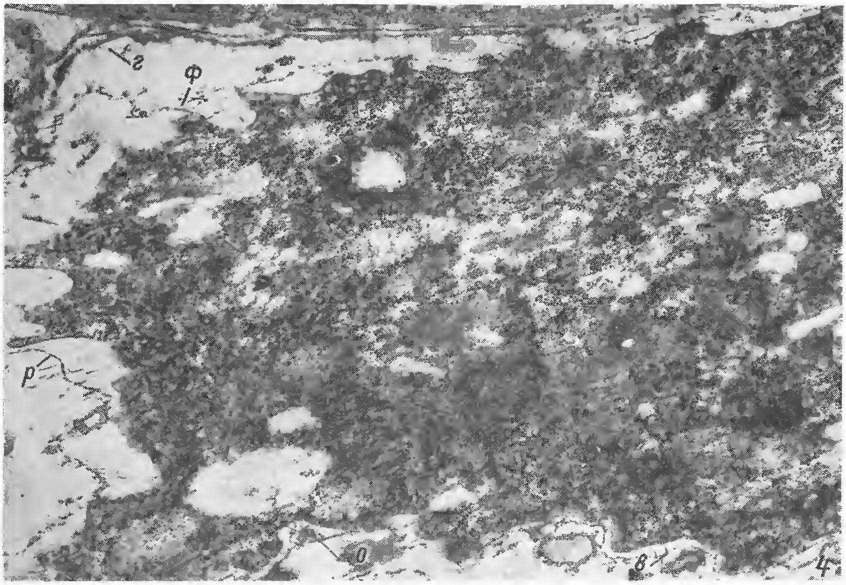
Рис. 2: виден электронноплотный слой наружной стороны тапетальных клеток, орбикулы и экзина (ацетолиз свежесобранных микроспорофиллов, смола, ×14 000).

г — гомогенный компонент тапетальной оболочки, *о* — орбикула, *э* — экзина пыльцевого зерна.

Рис. 1—10: микроспорофиллы в фазе образования одноядерного пыльцевого зерна.

К с. 51





Тапетальная клетка микроспорангия *Pinus sylvestris* (рис. 3 и 4).

Рис. 3: орбикулы располагаются на внутренней стороне тапетальной клетки, на наружной стороне виден электронноплотный слой.

Рис. 4: наружная сторона клетки ограничена оболочкой, состоящей из двух компонентов: гомогенного (*г*) и фибриллярного (*ф*), радиальная сторона ограничена лишь фибриллярным компонентом. Орбикулы лежат внутри фибрилл.

Глутаральдегид, осмий с хромом. Увеличение: рис. 3 — 1800, рис. 4 — 6000.

т — тапетум, *р* — радиальная сторона, *в* — внутренняя тангентальная часть ацетолизоустойчивой оболочки; остальные обозначения, как на рис. 1, 2.

Рис. 4—7: один и тот же микроспорангий.

К ст. И. В. Макаровой, Г. И. Семиной, с. 109

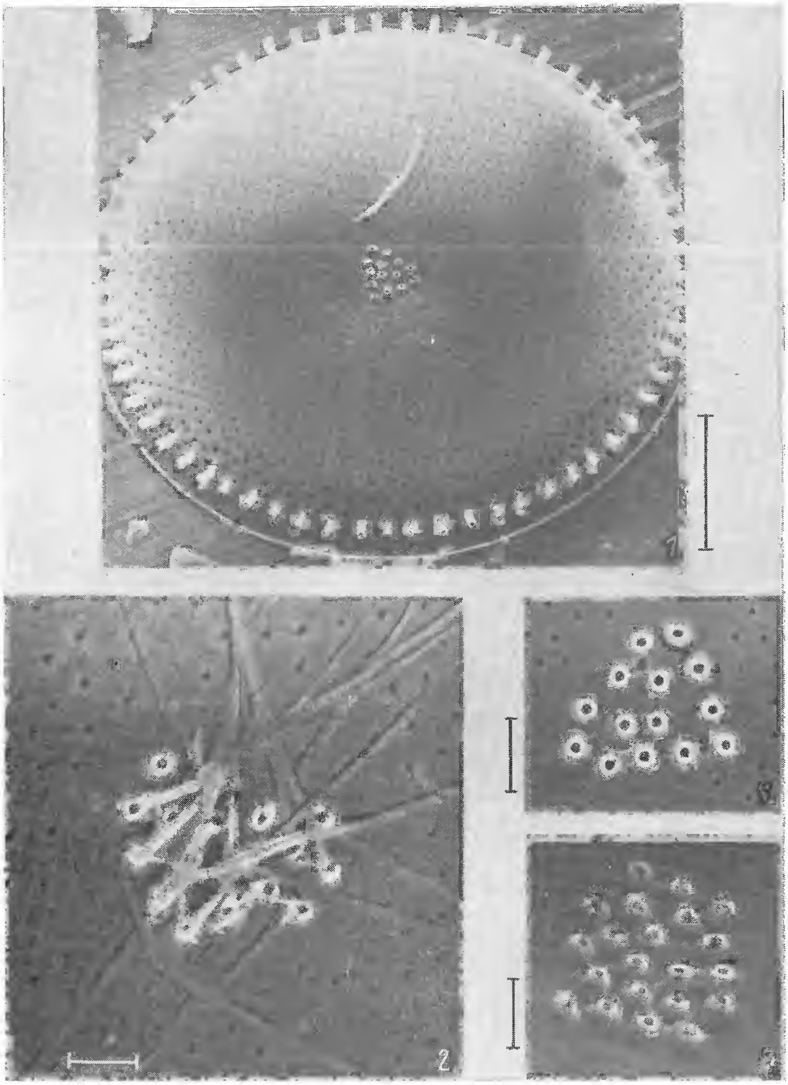


Рис. 1. *Thalassiosira hyalina* (СЭМ).

1 — структура створки; *2* — центральные выросты с опорами и выходящими из них тяжами; *3*, *4* — пучок центральных выростов с опорами. Здесь и на рис. 2 масштабная линейка: *1*=5 мкм, *2*—*4*=1 мкм.

К с. 109

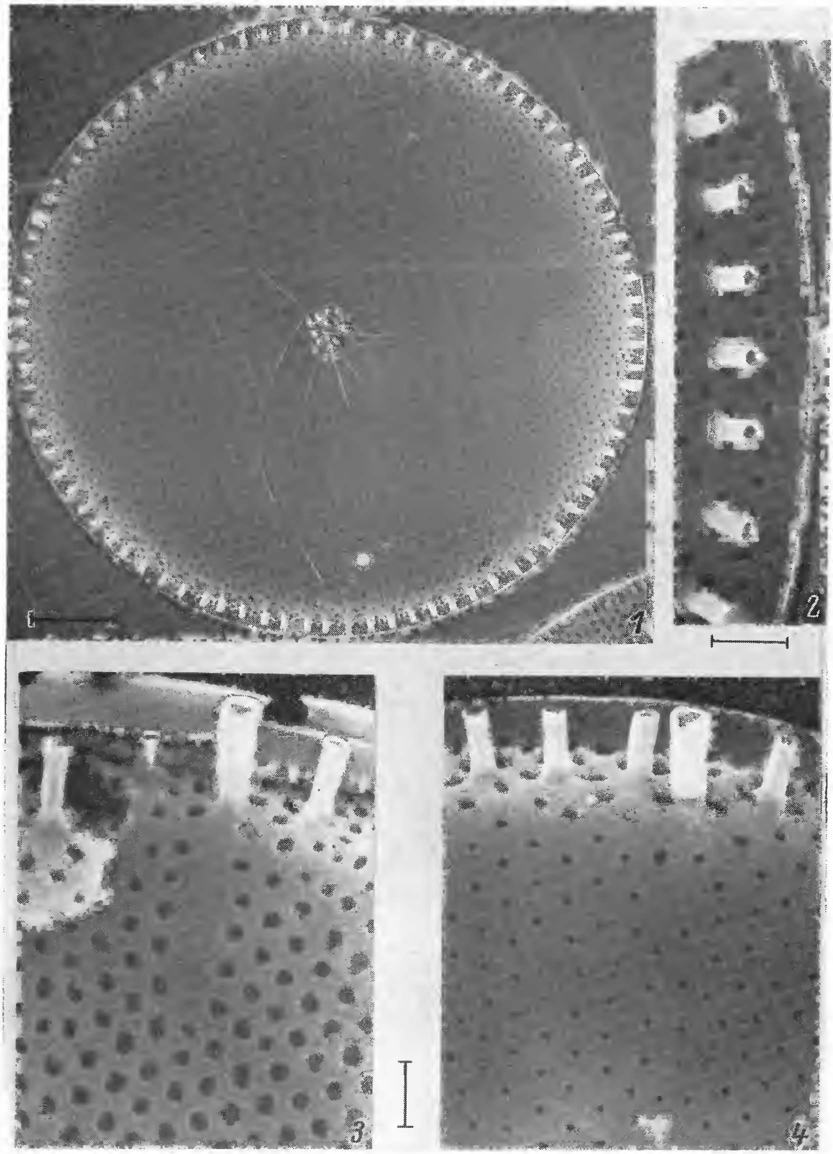
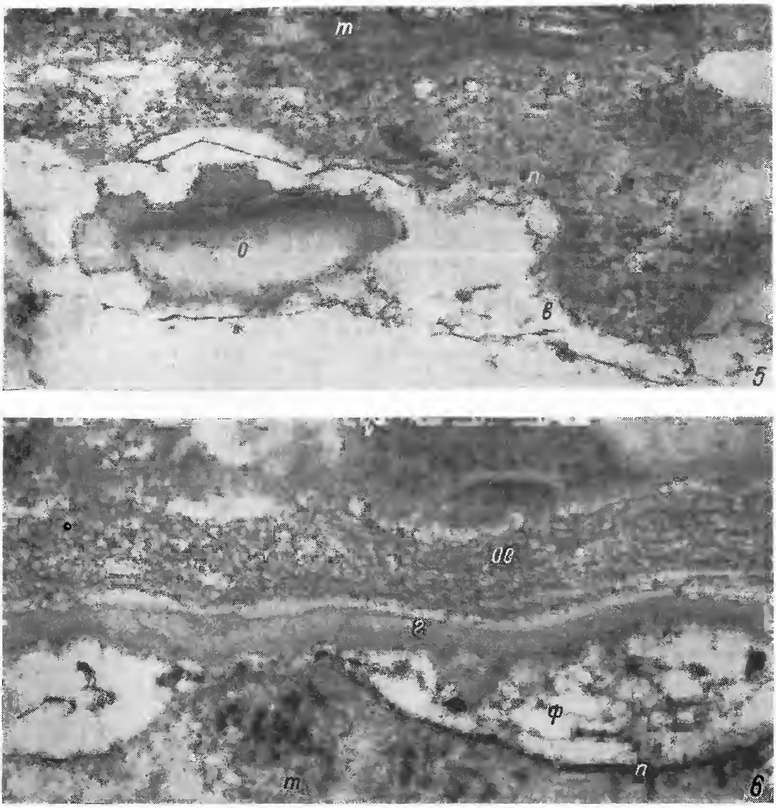


Рис. 2. *Thalassiosira hyalina* (СЭМ).

1 — структура створки; *2* — краевые выросты с опорами; *3*, *4* — двугубый вырост с короткой гиалиновой полосой, идущей от него по радиусу створки.

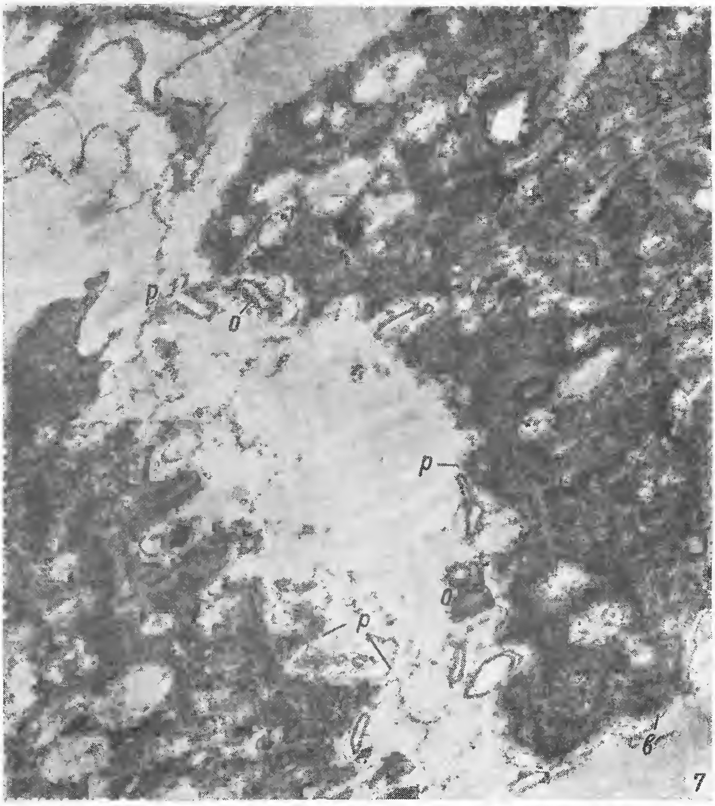
К с. 51

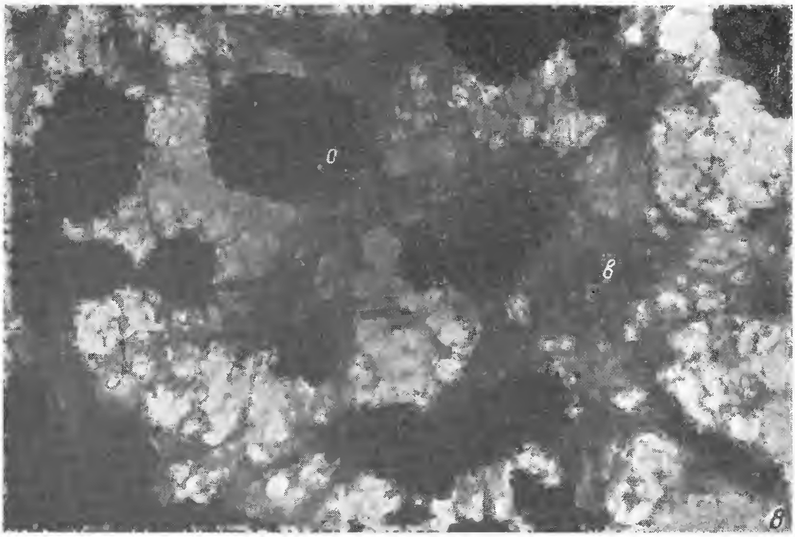


Участки внутренней (рис. 5) и наружной (рис. 6) тангентальных сторон одной и той же тапетальной клетки микроспорангия *Pinus sylvestris*.

Рис. 5: орбикула окружена фибриллами ацетолизоустойчивой оболочки.
Рис. 6: за плазмалеммой видны фибриллярный, а также гомогенный компоненты ацетолизоустойчивой оболочки.
Глутаральдегид, осмий с хромом. Увеличение: рис. 5 — 21 000, рис. 6 — 42 000.
п — плазмалемма, *с* — средний слой, *ос* — оболочка клетки среднего слоя; остальные обозначения те же, что и на рис. 1—4.

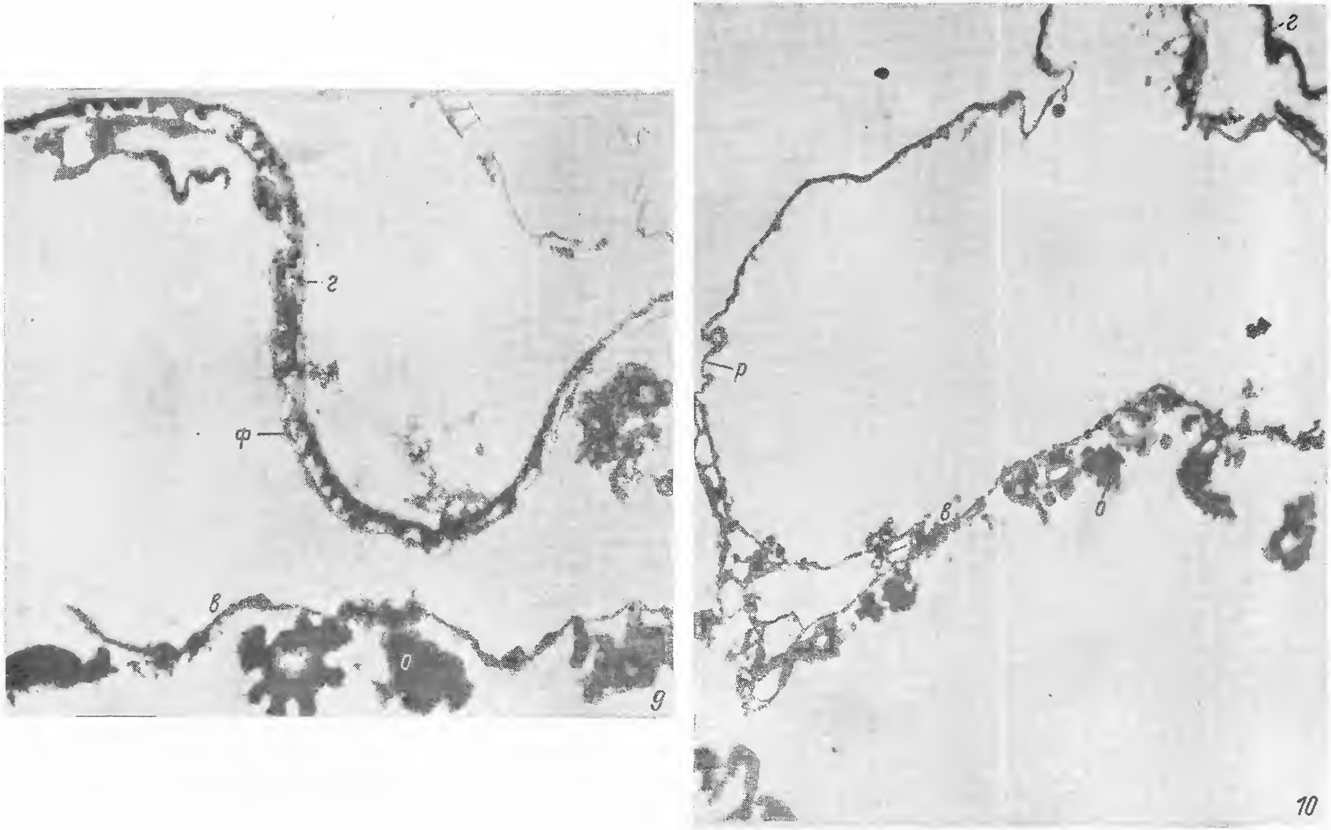
К с. 51





Участок двух соседних клеток тапетума (рис. 7) и ацетолизоустойчивая оболочка тапетальной клетки микроспорангия *Pinus sylvestris* с поверхности после ацетолиза свежесобранных микроспорофиллов (рис. 8).

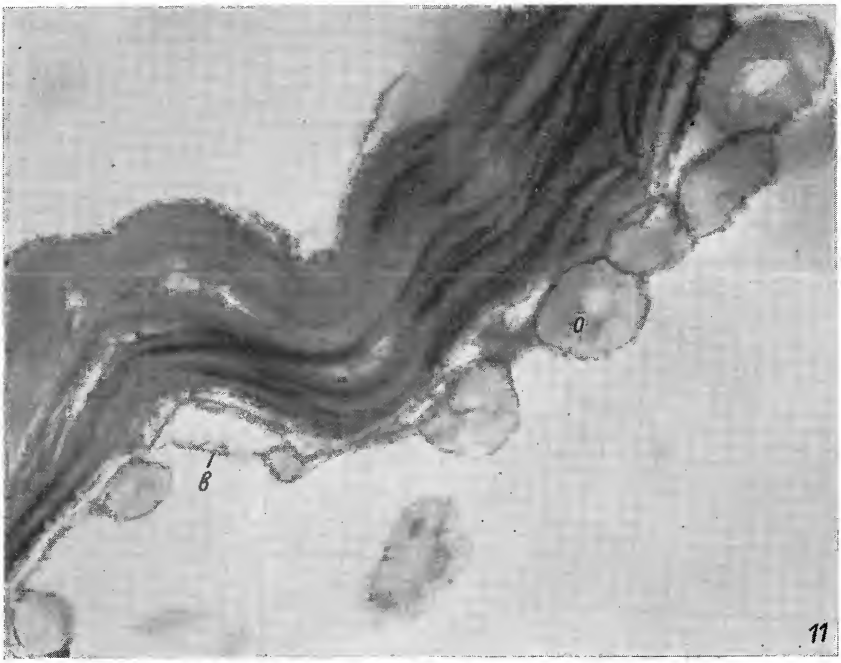
Рис. 7: орбикулы, окруженные фибриллами, видны на внутренней и радиальной сторонах клеток. Глутаральдегид, осмий с хромом, ×4800.
Обозначения те же, что и на рис. 1—6.

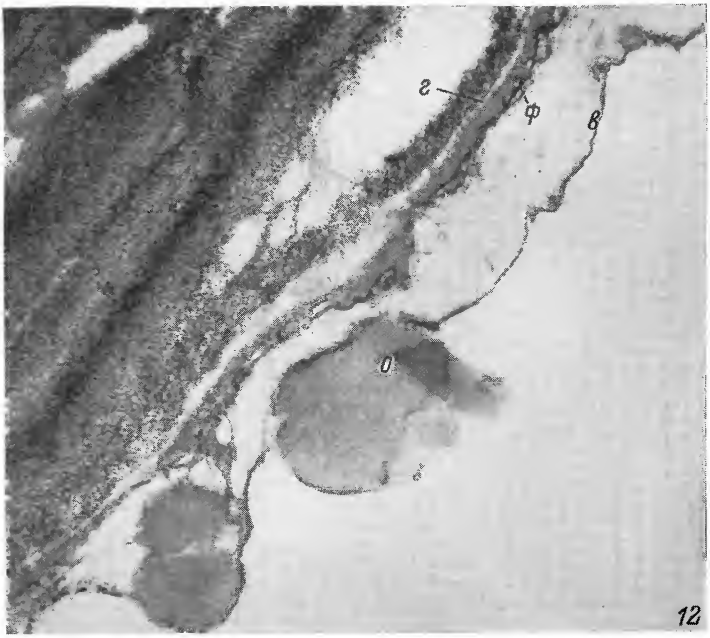


Поперечные срезы ацетолизированного микроспорангия *Pinus sylvestris* (рис. 9, 10).

Фиксатор Левитского, ацетолиз, заливка в аралдит. Увеличение: рис. 9 — 13 500, рис. 10 — 5300. Обозначения те же, что и на рис. 1—4.

К с. 51





Участки поперечных срезов микроспорангия *Pinus sylvestris* после высыпания из него пыльцы (рис. 11, 12).

Цитоплазма тапетальных клеток дегенерировала, видна тапетальная оболочка с орбикулами. Обозначения те же, что и на рис. 1—4.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1982, т. 67, 1, 1—128